

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

EFFETS DE L'OUVERTURE DE LA CANOPÉE SUR LA DIVERSITÉ DES
BRYOPHYTES ASSOCIÉES AUX DÉBRIS LIGNEUX GROSSIERS DANS LA
PESSIÈRE À MOUSSE

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

JULIE ARSENEAULT

AVRIL 2012

BIBLIOTHÈQUE

Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue
Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue

Mise en garde

La bibliothèque du Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue et de l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue a obtenu l'autorisation de l'auteur de ce document afin de diffuser, dans un but non lucratif, une copie de son œuvre dans Depositum, site d'archives numériques, gratuit et accessible à tous.

L'auteur conserve néanmoins ses droits de propriété intellectuelle, dont son droit d'auteur, sur cette œuvre. Il est donc interdit de reproduire ou de publier en totalité ou en partie ce document sans l'autorisation de l'auteur.

Warning

The library of the Cégep de l'Abitibi-Témiscamingue and the Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue obtained the permission of the author to use a copy of this document for non-profit purposes in order to put it in the open archives Depositum, which is free and accessible to all.

The author retains ownership of the copyright on this document. Neither the whole document, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

Remerciements

Je voudrais d'abord remercier Nicole Fenton, ma codirectrice, ma guide, merci de m'avoir donné l'opportunité de réaliser ce projet. Merci pour ton support, tes encouragements, ta patience, merci surtout d'avoir cru en moi, parfois même plus que moi-même, j'en sors grandie. Merci aussi à Yves Bergeron, mon directeur, qui m'a accepté dans sa belle et grande famille, ton support je l'ai toujours senti. Faire partie d'une équipe aussi fertile et stimulante a grandement contribué à mon apprentissage et à mon évolution.

Un merci qui vient de loin pour Raymond Archambault qui a tout déclenché en me transmettant sa passion de la botanique pendant mon DEP au Jardin Botanique de Montréal. Merci à Alison Munson de l'Université Laval qui m'a acceptée dans le cours d'identification des bryophytes et lichens de la forêt boréale alors que je n'étais même pas diplômée de mon certificat en écologie, de même que toute l'équipe et les participants de cette formation, j'y ai eu une révélation. J'y ai découvert le merveilleux dans le tout petit, la finesse dans le détail, la beauté dans prendre le temps de s'arrêter et de regarder. J'ai alors su que je voulais devenir bryologue. Merci à Doddick Gasser pour m'avoir détectée et pour m'avoir fait intégrer l'équipe du Dr Kate Frego au Nouveau-Brunswick. Un merci particulièrement senti au Dr Frego et toute son équipe, j'ai été initiée au travail sur le terrain par les meilleurs, Kate sera toujours pour moi une excellente pédagogue et la plus grande bryologue au monde. Merci aussi à Benoît Lafleur, avec qui j'ai passé mes deux premières années comme aide de terrain en Abitibi, moi j'appelle cela aller à la bonne école, la rigueur sur le terrain, c'est toi qui me l'a appris.

Je tiens aussi à remercier les partenaires financiers impliqués avec la Chaire industrielle en Aménagement Forestier Durable UQÀM-UQAT, ainsi que le Conseil de Recherche en Sciences Naturelles et en Génie (CRSNG) en partenariat avec Tembec et les fonds forestier du Fonds Québécois de la Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT) sans qui ce travail n'aurait pu être réalisé.

Enfin, merci à tous ceux qui m'ont donné un coup de main sur le terrain pendant mon projet, comme assistants ou comme secouristes dans les moments de détresses mécaniques, je ne l'aurais pas fait sans vous! Carolann Tremblay, je t'ai fait travailler fort, j'espère que tu ne m'en veux pas trop. Sandrine Gautier-Éthier, Maryse Marchand, Dave Gervais, vous êtes des back-up de rêve. Daniel Lesieur et Raynald Julien, vous êtes mes héros de l'Argo, je suis désolée pour tout ce que je vous ai fait subir. Émilie Tarroux, Julien Moulinier et Xavier Cavard, vous êtes les pros des statistiques, je n'aurais pas réussi sans votre support et vos conseils. Merci aussi à ma famille, mes amis, vous m'avez endurée, supportée sous toute sorte d'humeurs au cours des dernières années, je vous en dois une!

Table des matières

Liste des figures.....	11
Liste des tableaux.....	13
Résumé.....	14
Introduction générale.....	15
Contexte de l'étude.....	15
Problématique.....	18
État des connaissances.....	19
<i>Aménagement forestier traditionnel vs aménagement écosystémique</i>	19
<i>Les bryophytes et leurs besoins particuliers</i>	22
<i>La dispersion des bryophytes et les méthodes de colonisation</i>	23
<i>Les caractéristiques des débris ligneux grossiers</i>	24
Objectif global de l'étude.....	25
Chapitre 1.....	27
Effects of variable canopy retention harvest on epixylic bryophytes in boreal black spruce – feathermoss forests.....	27
2.1. Study sites.....	33
2.2. Statistical analysis and model selection.....	37
3. Results.....	39
3.1 <i>Forest management and CWD characteristics</i>	39
3.2 <i>Forest management and the bryophyte community</i>	41
Conclusions générales.....	66
Références introduction et conclusion générale.....	73
Annexe A: Disponibilité et durabilité des débris ligneux grossiers en pessière boréale paludifiée.....	80

Liste des figures

- Figure 1: Mean and standard error of air temperature at DW height during the daytime in summer for unharvested control, variable canopy retention and single pass harvest. Temperatures were recorded during the growing season of 2010 using Maxim's iButtons programmed to record information every 3 hours. Measurements were then averaged using only daytime measurements.....33
- Figure 2: Mean and standard error of epixylic species richness compared to total richness on the extended DW (DW and adjacent forest floor) for unharvested control, variable canopy retention harvest and single pass harvest. Unharvested control n=225; variable canopy retention n=222; single pass harvest n=189, significant differences among series appears as a different letter.....33
- Figure 3: Epixylic richness as a function of three factors. Raw data appears as dots and model predictions as the solid line. Dotted lines represent the 95% confidence of the predictions. a) canopy openness measured at DW height, ranging from 0 (completely closed canopy) to 100 (no canopy); b) mean diameter of DW in cm (average of the three quadrats sampled on the DW); c) decomposition class ranging from 1 (fresh material) to 5 (well decomposed)34

Figure 4: Comparison of the number of DW supporting or not
 epixylic species versus DW supporting or not any bryophyte
 species (epixylic species, generalist species and sphagna
 and associates). n=212 DW.....35

Figure 5: Proportion of investigated quadrats dominated / not
 dominated by *Sphagnum* species for unharvested control,
 variable canopy retention and single pass harvest. n=225 for
 unharvested control, 222 for variable canopy retention and
 189 for single pass
 harvest.....36

Liste des tableaux

Table 1: Values for stand characteristics at each site.....	37
Table 2: Mean values of plot characteristics for each treatment type. Values are means followed by standard error. Values followed by different letters are significantly different, $p < 0.05$, n=212.....	38
Table 3: Mean values of DW characteristics for each treatment type. Values are means followed by standard error. Values followed by different letters are significantly different, $p < 0.05$, n=212 DW except for canopy openness where n=146.....	39
Table 4: Models tested for factors influencing epixylic richness, variables included, AICC and AICwt.....	40
Table 5: Species frequency on extended DW by treatment (unharvested control, variable canopy retention harvest and single pass harvest) and by position relative to the DW (on the DW and on the forest floor), detailed by species for the most frequent species. Liverworts are followed by °, mosses are followed by *.....	41

Résumé

La modification des attributs forestiers et des composantes structurales tel les débris ligneux grossiers lors des activités de récolte forestière peut entraîner la disparition des espèces qui leur sont associées. En effet, une part importante de la biodiversité des écosystèmes boréaux est associée aux débris ligneux grossiers (arthropodes, champignons, bactéries, micro-mammifères et végétaux). De par leur grande sensibilité aux modifications environnementales (ensoleillement, température de l'air, nombre de débris ligneux grossiers), les bryophytes sont de bons indicateurs de ces changements. On désigne épixylique une bryophyte dont le substrat de prédilection est le bois en décomposition. Celles-ci peuvent donc être utilisées pour évaluer la disponibilité et la qualité des débris ligneux grossiers. Trois niveaux de perturbation (reflétant un gradient d'impact des activités forestières) sont utilisés pour observer la réponse des épixyliques : un témoin non perturbé, une coupe adaptée avec maintien du couvert (CAMC) et une coupe totale. L'objectif de cette étude est de voir si la coupe avec maintien du couvert pourrait maintenir une riche communauté d'épixyliques. Cette technique de récolte pourrait atténuer les changements environnementaux, notamment la destruction des débris ligneux grossiers. Les hypothèses sont: 1) les caractéristiques des débris ligneux grossiers sont corrélées avec le gradient de sévérité des traitements; 2) l'ouverture de la canopée et la température ambiante au niveau du débris ligneux grossiers sont plus élevées après la récolte et corrélées avec le gradient; 3) ces changements entraînent des différences dans la communauté des bryophytes le long du gradient. Au total, 225 débris ligneux grossiers distribués dans 45 parcelles permanentes (appartenant au dispositif du RECPA) ont été sondés pour évaluer leurs caractéristiques ainsi que pour procéder à l'inventaire des bryophytes. Les résultats de la sélection de modèles montrent que le traitement n'affecte pas directement la richesse des épixyliques, mais plutôt agit sur trois facteurs qui en retour affectent la richesse des épixyliques : l'ouverture de la canopée, le diamètre moyen et la classe de décomposition. Les habitats peu ouverts présentant de gros débris ligneux grossiers bien décomposés ont ainsi montré une richesse spécifique supérieure. Le fait que la majorité des épixyliques furent retrouvées plus communément au sol que sur les débris ligneux grossiers était inattendu. Les conclusions de cette étude démontrent que la coupes adaptées avec maintien du couvert offre le microclimat et une disponibilité de débris ligneux grossiers de qualité plus propice à la colonisation par les épixyliques.

Introduction générale

Contexte de l'étude

La dynamique d'une forêt est caractérisée par son régime de perturbation et par les changements de structure et de composition qui y sont associés. Au Québec, les perturbations associées aux activités de récolte forestière prennent de plus en plus d'importance et dominent sur les perturbations naturelles en termes de superficie affectée (Cyr & *al.*, 2009). La compréhension des processus écologiques affectés par la récolte est donc essentielle pour assurer la durabilité de la ressource et pour maintenir la biodiversité des milieux. Les traitements sylvicoles traditionnellement utilisés enlèvent l'ensemble des arbres et modifient l'habitat en altérant les conditions microclimatiques et en réduisant la disponibilité des substrats (Ross-Davis & Frego, 2002). En plus, les forêts surannées disparaissent graduellement du territoire aménagé suite à la normalisation de la forêt (Bergeron & *al.*, 2001).

L'aménagement écosystémique qui intègre la compréhension de la dynamique forestière aux préoccupations de rentabilité forestière des aménagistes forestiers est de plus en plus utilisé dans les plans d'aménagement et propose différentes alternatives de méthode de récolte. Certains traitements alternatifs proposés dans le cadre d'un aménagement écosystémique ne visent pas simplement à maintenir la structure, mais à

favoriser un prélèvement qui s'approche de celui causé par la mortalité naturelle (Gauthier & *al.*, 2008). Les forêts surannées étant un des habitats important à préserver dans un contexte d'aménagement écosystémique, certaines techniques, moins radicales modifient moins les conditions environnementales que les coupes totales, permettent de maintenir la productivité des sites tout en favorisant le maintien de la biodiversité typiques des milieux forestiers non perturbés. Ces traitements alternatifs engendrent des peuplements irréguliers ou inéquiens, proche des peuplements surannés, caractérisés par une abondance d'habitats et une structure complexe abritant une faune et flore variée (Gauthier & *al.*, 2008).

L'importance des débris ligneux grossiers pour la richesse spécifique des écosystèmes forestiers est une notion de plus en plus reconnue. Plusieurs auteurs (Harmon & *al.*, 1986; Söderström, 1988a; Rambo & Muir, 1998; Ohlson & *al.*, 1997; Cole & *al.*, 2008; Crites & Dale, 1998; Pedlar & *al.*, 2002; Jansova & Soldan, 2006) rapportent que les débris ligneux grossiers sont une structure importante des vieilles forêts car ils contribuent à la diversité biologique en procurant les habitats essentiels pour de nombreuses espèces d'animaux, de plantes, de champignons et d'insectes. Les débris ligneux grossiers sont des composantes structurales dont les caractéristiques chimiques et physiques changent dans le temps à mesure que le bois se décompose (Harmon & *al.*, 1986). Les vieilles forêts ont généralement une plus grande diversité structurale car celle-ci augmente avec le temps. Cependant, l'abondance du bois mort

varie selon les écosystèmes et dépend de facteurs comme l'établissement des arbres, leur taux de croissance, leur taux de mortalité et leur vitesse de décomposition (Harper & *al.*, 2005). Les débris ligneux grossiers sont un substrat de prédilection pour les lichens et les bryophytes (Rheault, 2007; Rambo, 2001) car ils assurent une humidité constante pour ces plantes poïkilohydriques. Cependant, dans les milieux sujets à l'entourbement, comme on en retrouve dans le nord-ouest du Québec, les épinettes qui s'établissent aux stades avancés de la succession tendent à être plus petites et moins nombreuses, menant à une plus faible abondance de bois mort (Harper & *al.*, 2005) pouvant avoir comme résultat des communautés moins riches en espèces.

La végétation du sous bois est généralement un bon indicateur du statut de la forêt car elle est directement influencée par la quantité de lumière et de précipitation qui pénètre la canopée et atteint le sol forestier (Gauthier & *al.*, 2008). Les bryophytes comptent pour une importante proportion de la diversité biologique végétale dans les écosystèmes forestiers boréaux (LaRoi & Stringer, 1976; Fenton & Bergeron, 2008). La richesse totale des bryophytes augmente avec l'âge de la forêt et atteint un plateau représentant l'apogée de la diversité vers 275 ans (Fenton & Bergeron, 2008) dans les pessières du nord-ouest du Québec. La grande diversité d'espèces au sein de ce groupe de plante vient du fait que plusieurs d'entre elles semblent démontrer des préférences plus ou moins marquées pour des substrats aux caractéristiques précises (Söderström, 1988b; Rambo & Muir 1998; Cole & *al.*, 2008), permettant l'occupation de la majorité

des niches écologiques disponibles. Les bryophytes croissant au niveau du parterre forestier peuvent être considérées de bons indicateurs du niveau de perturbation de la forêt car l'absence de racines, de système vasculaire bien développé et, à titre individuel, de mécanismes pour éviter les pertes d'eau (Busby & *al.*, 1978) font en sorte qu'elles sont très sensibles aux variations microclimatiques (Ross-Davis & Frego, 2002; Frego, 2007) et qu'elles ont une très grande dépendance (Andersson & Hytterborn, 1988) aux conditions environnementales du milieu dans lequel elles croissent.

Problématique

Dans le contexte forestier actuel, les aménagistes forestiers sont bien conscients que pour assurer la pérennité de la ressource forestière, ils doivent se préoccuper de la conservation de la biodiversité des organismes associés aux écosystèmes récoltés. Ces considérations passent nécessairement par la conservation des habitats et le maintien des dynamiques naturelles propres au milieu. Les techniques traditionnelles qui modifient grandement les conditions du milieu peuvent ne pas être appropriées pour maintenir les dynamiques naturelles comme la succession structurale, la succession des espèces et le remplacement des cohortes (Fenton & *al.*, 2009), ainsi que la diversité associée au bois mort dans les forêts surannées. L'aménagement sylvicole dans les écosystèmes boréaux doit considérer la dynamique naturelle du milieu et bien comprendre l'écologie des sites récoltés. Les coupes adaptées avec maintien du

couvert (CAMC), proposées dans une perspective d'aménagement écosystémique visant à recréer des forêts inéquiennes, permettraient peut-être d'assurer le maintien des attributs structuraux essentiels à la préservation de la biodiversité de ces milieux. L'utilisation des bryophytes épiphytiques comme espèces indicatrices de l'état de la qualité des débris ligneux grossiers au sol peut être une façon de mesurer l'intensité des perturbations associées aux techniques de récolte. Cependant, l'entourbement suite à la paludification successionale, un phénomène contre productif et fréquent en forêt boréale, limite la disponibilité des débris ligneux grossiers suite à l'ensevelissement des pièces de bois et les techniques de récolte préconisées pour ces sites doivent inclure des mesures afin de contrôler ce phénomène.

État des connaissances

Aménagement forestier traditionnel vs aménagement écosystémique

Dans les forêts exemptes de perturbations anthropiques, le recrutement en débris ligneux grossiers d'épinettes est relativement constant et faible et est causé par les perturbations primaires comme les feux de forêts et par les perturbations secondaires comme les épidémies et les chablis (Angers & *al.*, 2010). Les activités sylvicoles modifient les conditions environnementales, affectent le recrutement des tiges et créent une rareté potentielle dans la ressource. Les techniques conventionnelles comme la

coupe totale ou la coupe avec protection de la régénération et des sols (CPRS), normalisées par le ministère des ressources naturelles et de la faune et largement utilisées par l'industrie, entraînent d'importantes modifications environnementale tant au niveau des dynamiques forestières que des attributs structuraux. La CPRS recrée en partie les conditions obtenues suite à une perturbation primaire comme le feu, la principale perturbation naturelle en forêt boréale (Perhans & *al.*, 2009). Les modifications au niveau de l'ouverture de la canopée sont particulièrement flagrantes avec cette technique car celle-ci prélève l'ensemble des tiges de valeur marchande sur le site. Cependant, les CPRS négligent un aspect important des perturbations de type primaires car elles ne perturbent pas la couche de matière organique accumulée ce qui favorise la croissance des espèces associées au phénomène de la paludification et réduit la productivité du site (Fenton & *al.*, 2005; Fenton & Bergeron, 2006; Lafleur & *al.*, 2010a).

Par ailleurs, La CPRS affecte aussi les attributs structuraux comme les débris ligneux grossiers. Cette technique fournit un apport en bois mort de qualité et de durabilité différente. Les débris ligneux grossiers laissés au sol dans la CPRS sont soumis à d'intenses radiations solaires qui rendent le bois inadéquat pour la colonisation par les organismes décomposeurs. Les conditions environnementales sont donc cruciales pour déterminer la qualité des débris ligneux grossiers susceptibles d'être colonisés par les organismes saproxyliques (Kebli & *al.* 2011).

Les techniques préconisées dans le cadre de l'aménagement écosystémique cherchent à s'approcher des conditions naturellement retrouvées dans un site donné suite à une perturbation naturelle. Certaines techniques alternatives utilisées en aménagement écosystémique comme les coupes partielles, les coupes à rétention variables (CRV) ou les coupes adaptées avec maintien du couvert (CAMC) cherchent à recréer la dynamique des perturbations secondaires (épidémie, chablis) afin de préserver, à l'échelle du paysage, les processus et attributs structuraux clés (Gauthier & *al.*, 2008). Ces traitements préconisés dans l'objectif de recréer des forêts surannées permettent de laisser un couvert forestier et une proportion du site non perturbé. Ces précautions assurent un apport ultérieur en débris ligneux grossier et réduisent l'ampleur des modifications apportées aux conditions environnementales et structurales (Pedlar & *al.*, 2002; Astrom & *al.*, 2005). Cependant, plusieurs forêts surannées de la région sont sujettes au phénomène de la paludification suite à l'accumulation de matière organique au dessus du sol minéral (Gauthier & *al.*, 2008). Ce phénomène est engendré par des changements dans la composition des espèces de sphaignes qui colonisent le parterre forestier, celles-ci étant différentes selon le traitement qui y est appliqué (Fenton & Bergeron, 2007), les coupes partielles comme les CAMC favorisant la croissance des sphaignes typiques des vieilles forêts responsables de l'entourbement et de la paludification des sites.

Les bryophytes et leurs besoins particuliers

L'établissement d'une communauté diversifiée de bryophytes épixyliques nécessite une variété de microhabitats comme en procurent les forêts matures (Lesica & *al.*, 1991; Andersson & Hytteborn, 1991; Ohlson & *al.*, 1997; Crites & Dale, 1998; Fenton & Frego, 2005; Cole & *al.* 2008). Les facteurs environnementaux les plus importants pour la succession des communautés de bryophytes sur les bûches en décomposition sont le microclimat et la qualité du substrat (Rambo & Muir, 1998; Söderström, 1988a, 1988b; Fenton & Frego, 2005). L'âge de la forêt (Crites & Dale, 1998) et son niveau de perturbation (Andersson & Hytteborn, 1991; Pedlar & *al.*, 2002) influencent la quantité et la qualité des débris ligneux grossiers donc sur les populations de bryophytes épixyliques. Les forêts n'ayant pas subi de perturbation anthropogéniques étant hétérogènes au niveau des microhabitats (Lesica & *al.*, 1991, Jansova & Soldan, 2006; Kushnevskaia & *al.*, 2007), le recouvrement général par les bryophytes y est plus grand (Söderström, 1988a; Gustafsson & Hallingback, 1988). L'aménagement de la forêt modifie la composition (Kruys & Jonsson, 1999) et la répartition (Andersson & Hytteborn, 1991) de la taille et des classes de décomposition des débris ligneux grossiers en diminuant la taille des débris et en modifiant la succession des classes de décompositions. Les débris des sites aménagés sont généralement plus petit et plus court les rendant potentiellement impropres à l'implantation et la survie de bryophytes épixyliques typiques des forêts matures (Fenton & Frego, 2005; Söderström, 1988a;

Andersson & Hytteborn, 1991). Comme la capacité de dispersion et le temps nécessaire pour atteindre les habitats propices sont des facteurs déterminants dans l'établissement des populations de bryophytes (Söderström, 1987), les débris ligneux grossiers doivent persister suffisamment longtemps au sol pour permettre aux espèces pionnières de s'implanter.

La dispersion des bryophytes et les méthodes de colonisation

Le potentiel de colonisation des débris ligneux par les bryophytes épixyliques dépend de la taille du débris qui agit sur le temps de résidence au sol via la vitesse de décomposition et la résistance à l'inondation par les sphaignes et les espèces humicoles. L'inondation est un phénomène de colonisation du débris ligneux qui survient suite à la croissance et au débordement des populations adjacentes. Les espèces inondantes colonisent les débris ligneux grossiers à partir de la partie supérieure du débris ligneux lorsque les stades avancés de décomposition sont atteints et qu'il y a beaucoup d'humus accumulé (Jansova & Soldan, 2006) ou en croissant depuis les côtés du débris ligneux (Söderström, 1988b). Le diamètre du débris constitue alors un obstacle à l'inondation puisque la distance entre le sol forestier et la partie supérieure du débris ligneux s'accroît avec l'augmentation du diamètre du débris. Fenton & Bergeron (2006) soulignent cependant que l'effet d'échelle offert par les plantes vasculaires ligneuses, notamment les éricacées, aide les sphaignes à augmenter leur

croissance annuelle et leur offre un support pour croître par-dessus les débris ligneux grossiers.

Les caractéristiques des débris ligneux grossiers

La qualité du tronc lorsqu'il tombe, son diamètre, sa hauteur au-dessus du sol et son humidité, qui est fonction de sa hauteur et de son niveau de contact avec le sol, sont des facteurs qui affectent le rythme de décomposition (Söderström, 1988b). La fragmentation de l'écorce, la texturisation de la surface et les changements dans la densité du bois (Jansova & Soldan, 2006) sont des facteurs liés à la décomposition qui affectent l'assemblage des communautés de bryophytes épixyliques, particulièrement au moment de l'implantation des spores et propagules sur le substrat (Söderström, 1988b). La réduction, lors des pratiques de récolte forestière, de la quantité ou de la qualité des substrats requis par certaines espèces est déterminante pour la composition de la communauté des bryophytes (Fenton & Frego, 2005).

Comme les caractéristiques physiques et chimiques des bûches en décomposition évoluent constamment, les changements de la communauté de bryophytes épixyliques reflètent les changements dans le stade de décomposition et la texture de surface (Rambo & Muir, 1998; Söderström 1988b; Crites & Dale, 1998). Les hépatiques, qui sont des bryophytes ayant conservé plusieurs caractères primitifs, sont

des espèces qui débutent parfois la succession (Lesica & *al.*, 1991, Söderström, 1988b, Fenton & Bergeron, 2008) et sont souvent associées aux débris ligneux car elles nécessitent un environnement humide (Rambo & Muir, 1998). Jansova & Soldan (2006) ont trouvé que les espèces proprement épixyliques apparaissent sur les bûches lorsque celles-ci ont atteint des stades avancés de décomposition et sur les côtés des grosses bûches sans écorce ni humus; alors que les espèces de sol inondent les bûches qui ont accumulées une certaine couche de matière organique. Les gros débris ligneux atteignent plus souvent les stades avancés de décomposition et supportent une riche communauté d'épixyliques (Andersson & Hytteborn, 1991) car ils peuvent résister à l'inondation en offrant plus de surface à recouvrir (Söderström, 1988b; Rambo & Muir, 1998; Jansova & Soldan, 2006).

Objectif global de l'étude

Ce mémoire vise à évaluer les facteurs agissant sur la répartition des populations de bryophytes qui croissent sur les débris ligneux grossiers dans la pessière à mousses. Les informations récoltées permettront une meilleure compréhension des facteurs agissant sur le recrutement et l'alternance des populations des bryophytes épixyliques ainsi que sur la disponibilité des débris ligneux en décomposition dans la pessière à mousse Nord-Américaine. Au niveau pratique, la comparaison des traitements sylvicoles permettra de mesurer les impacts des traitements sur les populations de

bryophytes épixyliques de même que sur la disponibilité des débris ligneux grossiers et permettra le raffinement des techniques de récolte afin d'atteindre les objectifs de conservation des habitats propices à la croissance des bryophytes.

Ce mémoire comprend un chapitre accepté pour publication par la revue Canadian Journal of Forest Research. Le manuscrit, écrit en collaboration avec le Dr Nicole Fenton, le Dr Yves Bergeron, compare les effets de deux techniques de récolte (CPRS, CAMC vs témoin) sur la diversité des bryophytes réputées épixyliques. Une annexe traitant du temps de résidence au sol des débris ligneux grossiers trouvés dans chacun des traitements sylvicole étudiés et de leur colonisation par les espèces paludifiantes permet d'apporter des compléments d'informations afin de mieux expliquer la disponibilité des débris ligneux grossiers pour les bryophytes épixyliques et la répartition des espèces, notamment dans les peuplements témoins. Cette annexe contient des résultats intéressants et constitue l'ébauche d'une note de recherche qui sera soumise pour publication.

Chapitre 1

Effects of variable canopy retention harvest on epixylic bryophytes in boreal black spruce – feathermoss forests.

Abstract

Modification of forest attributes and structural components like downed wood (DW) during forest harvest can lead to local species loss. Epixylic bryophytes have been proposed as good indicators of such changes. Unharvested control, variable canopy retention and single pass harvest represent a gradient in forest harvest impact and can be used to test the response of epixylic bryophytes to different levels of environmental change. The objective of this study was to see if variable canopy retention attenuates environmental change associated with harvesting, consequently maintaining an epixylic community more similar to unharvested stands than single pass harvesting. Environmental conditions and DW characteristics were sampled on 225 DW pieces distributed in 45 permanent plots. Results showed that treatment affected epixylic richness through its impact on canopy openness, and DW diameter and decomposition class. Fewer species were found in more open habitats and more species were found on bigger and more decomposed DW. Most epixylic species were more commonly found on the forest floor than on the DW. In conclusion, variable canopy retention harvest offered microclimatic conditions and DW availability and quality more suitable for epixylic species than single pass harvest, which was less suitable for epixylic species.

Key words: Epixylic bryophytes, species richness, forest management, variable canopy retention harvest, partial harvest, black spruce, boreal forest, downed wood

Résumé

La modification des attributs forestiers et des composantes structurales tel les débris ligneux grossiers (DLG) peut entraîner la perte locale d'espèces associées. Les bryophytes épixyliques ont été suggérées comme de bons indicateurs de ces changements. Un témoin non perturbé, une coupe à rétention variable de canopée et une coupe totale constituent un gradient d'impact des activités forestières et sont utilisés pour observer la réponse des épixyliques aux niveaux de perturbation. L'objectif de cette étude est de voir si la rétention variable de canopée atténue les changements micro environnementaux et la destruction des DLG associée avec la récolte maintenant ainsi une riche communauté d'épixyliques. Les résultats montrent que le traitement influence la richesse des épixyliques à travers son effet sur l'ouverture de la canopée, le diamètre moyen et la classe de décomposition. Moins d'espèces sont retrouvées dans les habitats ouverts et plus d'espèces sont retrouvées sur les gros DLG bien décomposés. La plupart des épixyliques sont plus communément retrouvées au sol que sur les DLG. La coupe totale est le traitement le moins propice à la colonisation par les épixyliques alors que la rétention variable de canopée offre le microclimat et une disponibilité de DLG de qualité propice à la colonisation par les épixyliques.

Mots clés: Bryophytes épixyliques, richesse spécifique, débris ligneux grossiers, aménagement forestier, rétention variable de canopée, coupe partielle, épinette noire

1. Introduction

Forest harvest alters biodiversity by changing forest attributes and structural components like downed wood (DW), on which many organisms depend for food and shelter (Harmon & *al.*, 1986). Modification of environmental conditions and moving or crushing of currently available DW can change habitat characteristics and lead to local loss of species associated with DW. Traditional harvesting techniques like single pass harvest (where all merchantable stems are removed at once) strongly impact environmental conditions and interrupt the cycle of DW input within a stand. It has been suggested that leaving standing living trees may offer a continuous input of DW, as well as providing patches of shaded forest floor, and consequently reduce the impact of harvest at the stand level (Harvey & *al.*, 2002). Techniques like variable canopy retention harvest are expected (Fenton & *al.* 2008) to have less effect on microclimate and thus on forest floor species, as some trees are retained throughout the stand. These techniques emulate natural secondary disturbances such as windthrow and spruce budworm that bring pulses of DW into the stand (Harmon & *al.*, 1986). As such, unharvested stands, variable retention and single pass harvest represent a gradient in intensity of microclimatic and substrate change and it has been suggested that within a management context, variable harvesting may protect some DW related species compared to single pass harvest.

Bryophytes (Divisions Bryophyta, Marchantiophyta, Anthocerotophyta) have been

shown to be sensitive to forestry operations (Anderson & Hytterborn, 1991) because most forest bryophyte species lack individual adaptations for water retention (Shaw & Goffinet, 2000) and for protection from intense sunlight (Marschall & Proctor 2004). Consequently, forest bryophyte species are good indicators of microclimatic change. Epixylic species (epi: prefix taken from the Greek that means "on, upon, over, on top, against." xylic: suffix taken from the Greek that referred to xylene part of trees) preferentially grow on decaying wood, a substrate whose dynamic in time and space is directly affected by harvest, and as such they are particularly interesting for evaluating changes in DW availability and quality.

DW offers many significant services for epixylic species, including safe, available habitat with a stable, humid microclimate. DW provides safe habitat by offering safe sites or refugia for small bryophytes, particularly liverworts (Division Marchantiophyta) as the elevated situation protects them from debris falling onto the forest floor, such as broadleaf deciduous leaves (Söderström 1988a). Furthermore, this elevated position also allows them to extract themselves from the continuous mat of larger forest floor bryophyte species commonly present in boreal forests (Frego 1996), therefore avoiding competition from these larger species (Rydin 1997). Moreover, DW influences the local microclimate in closed or shaded forests as they retain a lot of humidity in their tissues, which creates a stable humid habitat for bryophyte establishment and growth (Muhle & LeBlanc, 1975). However, in exposed situations DW is dried out and its positive effect

on local microclimate is significantly reduced. Finally, DW is a substrate that is dynamic in time and the benefits discussed above may diminish with increasing decomposition (Andersson & Hytterborn, 1991), forcing epixylic species to continually disperse to new habitats, maintaining a colonist life-strategy (During 1992).

The objective of this study was to see if variable canopy retention attenuates the microclimatic change and the downed wood destruction associated with harvest and consequently maintains an epixylic community more similar to unharvested stands than to stands that had been harvested by single pass harvesting. The hypotheses of this study were that (1) DW characteristics (i.e. number of pieces, relative abundance of decomposition and size classes) will be correlated with the forest management gradient (unharvested control, variable canopy retention, single pass harvest); (2) canopy openness and temperature on the surface of DW will be higher after forest harvest and correlated with the forest management gradient; and (3) these changes in CWD characteristics and environmental conditions will result in differences in the bryophyte community along the harvest gradient, with fewer epixylic species present after single pass harvest, an intermediate amount in the variable canopy retention harvest and the highest number of species in the unharvested control. Individual species are also expected to respond in a similar way to this gradient. Species with wider habitat preferences were predicted to be less sensitive to harvesting techniques that modify environmental conditions than epixylic species with narrower habitat requirements.

2. Methods

2.1. Study sites

Field work for this study was conducted during the summer of 2009, in the Clay Belt region of Quebec. The forest type was black spruce (*Picea mariana* Mill.)B.S.P.) – feather moss (*Pleurozium schreberi* (Brid.)Mitt.) forest of north-western Quebec. (Grondin, 1996) The annual mean temperature recorded at the closest weather station, (La Sarre, Qc.), is 0.7°C and the annual precipitation is 890mm (Environment Canada, 2011)

The studied sites are part of the Réseau d'expérimentation des coupes partielles en Abitibi (RECPA) an experimental network of permanent plots (400m²) scattered throughout Abitibi and Nord-du-Québec (see Fenton & al. 2008 for a detailed description of the RECPA network) and testing the feasibility of variable canopy retention harvest techniques in order to develop sustainable forest management. In each site, two harvest treatments were applied to stands: cut with levels of canopy retention (between 24% and 37% of canopy remaining after harvest) and single pass harvest, which removes all merchantable stems (9 cm diameter at breast height) from the stand but preserves advance regeneration and protects most of the soil. Each site of the RECPA network also includes an unharvested control, an unmanaged mature stand naturally regenerated after fire that has experienced no anthropogenic disturbance (Table

1, for more information see Fenton & al. 2008). The sites used in this study were harvested in 2003 and 2004, and therefore the harvests were 5-6 years old when the inventory was carried out in 2009.

All sites were dominated by black spruce trees with a few trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) and balsam fir (*Abies balsamea* (L.) Mill.) stems. The shrub layer, when present, was dominated by alder (*Alnus Rugosa* (Du Roi) Spreng.). The low shrub layer was dominated mostly by *Vaccinium angustifolium* Ait., *V. oxycoccos* L., *Gaultheria hispidula* (L.) T. & G., *Ledum groenlandicum* Retzius, *Cornus canadensis* L. and *Rubus chamaemorus* L.. The ground layer was overall dominated by bryophytes, with *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt., *Dicranum polysetum* Swartz, *Hylocomium splendens* (Hedw.) B.S.G, and *Sphagnum* species [*S. fallax*, *senso lato*, *S. fuscum* (Schimp.) Klinggr., *S. russowii* Warnst., *S. capillifolium* (Ehrh.) Hedw.].

Five permanent plots were randomly selected in each treatment block (single pass harvest, variable retention and unharvested control) in each of three sites (Fenelon, Gaudet, Puiseaux) for a total of 45 permanent plots. A 23 m linear transect was established in each selected permanent plot to assess the number of pieces of DW present. All inventoried DW were black spruce and species identification was confirmed after a visual observation of the wood pieces. Diameter and decomposition class at the

intercept were recorded for each piece of woody debris. Decomposition class varied from 1 (fresh material) to 5 (well decomposed) and was based on Hunter (1990). From the total of all DW inventoried, five pieces with a minimum diameter of five centimetres at the intercept (Anderson & Hytterborn, 1991), were then selected in such a way that all decay classes were represented within the plot, when possible. No significant differences were found between the decay class distribution of the selected DW and the total DW pool (chi square test, $P=0.9934$).

Total length, minimum and maximum diameter, % of the length directly in contact with the ground and maximum distance from the ground were recorded, along with the average cover of bryophytes, and of epixylic species for each selected piece of DW. Epixylic species were distinguished from generalist or forest floor species according to the literature (eg: Söderström, 1988b; Anderson & Hytterborn, 1991; Ley and Crowe 1999) as they are predicted to have a higher sensitivity to habitat changes associated with forest harvest (see Annex for list of classified species). Generalist species were defined as species growing on a variety of habitats while *Sphagnum* associated species included sphagna and smaller species growing amidst the sphagna colony (e.g., *Calypogeia sphagnicola*).

In order to complete the characterization of stand microclimate, temperatures were

measured using ibuttons (Maxim Integrated Products, Sunnyvale). Eighteen ibuttons were installed beside the sampled DW in the open air using a metal rod holding them approximately 30 cm above the forest floor. They were left in place for one year and recorded temperature every 3 hours. Bryophytes are more sensitive to high temperatures than low temperatures (Dilks & Proctor, 1979), as photosynthesis is dependent on plant hydration (Hopkins, 2003). Consequently mean temperatures were calculated using only temperatures recorded during summer days (from 6 am to 9 pm from April to November).

Three belts of quadrats were installed on each piece of DW after general observation on all the CWD length to capture intra-piece characteristic variability. Each belt was made up of quadrats in three systematically placed positions: the top of the DW (5x10 cm), the side of the DW (5x10 cm) and the ground directly next to the DW (10x10cm). Larger quadrats were used on the forest floor because species growing on the forest floor are typically bigger than those expected to be found on the DW. This precaution ensured that the same amount of surface was covered on the forest floor and on the total size of the quadrat on the DW. At each belt, canopy openness was measured at DW height using a densiometer, a concave mirror scored with a grid to allow estimation of the canopy cover. In this study, canopy openness is the inverse measure of the shade cover created by the conifer tree, shrub layer and smaller plants and reflects the micro variation in light perceived at the bryophyte level. DW diameter (ranging from 5 cm to 21 cm) and

decomposition class were evaluated for each belt. Percent cover bark, percent cover naked wood and percent cover of bryophytes and lichens, as well as the cover of each individual bryophyte species, were evaluated in the quadrats on the top and the sides of the DW. Three levels of abundance were defined: rare (the species covered less than 5% of the quadrat), frequent (6% to 50% covering) and abundant (more than 50% covering). Species impossible to identify in the field were collected and brought back to the lab for identification following the nomenclature of Ley and Crowe (1999) and Paton (1999) for liverwort species and Crum and Anderson (1981) for moss species. The frequency for common species was tabulated for each harvest type, and uncommon species were pooled for each species group (epixylic species, generalist species and sphagna and associates). Only presence/absence data were used during analysis because most epixylic species were rare. Cover dominance for *Sphagnum* species was determined when they were classed as frequent or abundant in the quadrat

2.2. Statistical analysis and model selection

R freeware (v. 2.12.2, R development Core Team, 2011) was used for the analyses. A significance threshold of $p \leq 0.05$ was set for all analyses. Normality and homogeneity of variance were tested prior to analysis and data was transformed as necessary. Data that was measured at the belt level (DW decomposition class, canopy openness, bryophyte inventory) were were amalgamated into one measure per DW. Mean canopy

openness was calculated using the readings from the three belts. Modal decomposition class was given to the log when a decomposition class occurred more than 1 time on the 3 belts of the DW, otherwise the decomposition class closest to the mean was given to the DW. Richness, which is the number of species, was calculated for the entire log, so a species occurring more than once in the 3 belts on a single log counted only for one in the total richness. Distinctions between samples taken on the DW and those taken on the forest floor beside it were made but the data was also aggregated in what we have called the “extended log”.

Differences in DW characteristics and epixylic richness (Table 2, Figure 2) among forest harvest types and the relationships between epixylic species richness and others factors) were tested using a linear mixed effect model with REML in R using the function `lme` in the NLME library (linear and nonlinear mixed-effects models; Pinheiro et al., 2008). Linear mixed models are parametric models for longitudinal clustered or repeated data used to estimate relationship between continuous dependent variables and various predictor variables (West et al., 2007) and as such the nested nature of the study design was taken into account in the statistics (nested in the random factors). Variability among sites and permanent plots was always very small in the pre-analysis, and sites and permanent plots were subsequently treated as random effects to avoid sacrificial pseudo-replication errors seen when data from different experimental units are used as independent replicates and pooled in the same analysis (Hulbert, 1984).

In addition, models to explain epixylic richness were evaluated via model selection. Model selection was completed using the Akaike information criterion, which compares the models taking into account both the weight of each factor in every model and the weight of each model (Akaike, 1981). The model with the lowest AICc is the best model to determine how the included factors influence epixylic richness. AICwt indicates the level of support (i.e., weight of evidence) in favour of any given model being the most parsimonious among the candidate model set. Number of DW, % contact with the ground and maximum distance from the ground, were not significant factors affecting epixylic richness and were therefore removed from the models. The fit of the models were assessed by correlating the fitted values and the data with a simple Pearson correlation.

3. *Results*

3.1 Forest management and CWD characteristics

Following the analysis completed using linear mixed models for nested data, differences were observed among treatments for characteristics listed in Table 2 and 3. Specifically, DW were significantly longer in the unharvested control than in the variable canopy retention ($p= 0.015$) and than in the single pass harvest ($p= 0.008$). Minimum diameter

was smaller in the unharvested control than in the variable canopy retention ($p < 0.001$) and than in the single pass harvest ($p = 0.050$). Minimum diameter was also smaller in the single pass harvest than in the variable canopy retention ($p = 0.036$). However, no differences were observed among forest harvest types in maximum diameter, decomposition class, contact with the forest floor, distance from the ground and number of pieces of DW.

Canopy openness varied significantly with the harvest gradient with unharvested control having a cover of 60%, variable canopy retention retaining 43% forest cover and single pass harvest keeping only 17% canopy cover (Table 3). Temperature also varied with the gradient, with mean temperatures of 11.37°C, 12.51°C, and 14.27°C for unharvested control, variable canopy retention and single pass harvest respectively (Table 2). Temperature was always warmer in the single pass harvest and always cooler in the unharvested control for every month of the growing season except for in October ($p = 0.090$, (Figure 1). Differences in temperature between single pass harvest and the two other treatments were more pronounced during June and July; July was the warmest month with a mean temperature of 19.52°C, 20.21°C, and 22.71°C for unharvested control, variable canopy retention and single pass harvest respectively.

3.2 *Forest management and the bryophyte community*

Compared to total measured species richness, measured epixylic species richness on the extended log was typically low (Figure 2). About 1/3 of the DW supported no epixylic species, 40% of the DW supported only 1 epixylic species and less than 10% supported 2 epixylic species. Altogether, 87% (184 DW) of the investigated DW supported 0, 1 or 2 epixylic species. However, if overall bryophyte richness is examined, which also includes the generalist species and the *Sphagnum* species, DW supporting only 0, 1 or 2 species accounted for only 4% (9 DW) of the total 212 DW sampled. Most DW supported an overall richness between 4 and 7 species (121 DW, 57% of the total DW investigated).

Initial models indicated that the number of DW pieces, DW length, contact with the forest floor, and maximum distance from the forest floor had no effect on species richness and these variables were therefore removed from the models. Similarly, analyses indicated that while epixylic richness and total richness on extended log differed among the different forest harvest types (Figure 2), with higher richness in the variable canopy retention ($p=0.059$), forest harvest had no direct effect on epixylic richness that was not mediated by its impact on other variables that were themselves effecting richness (Table 3).

Model selection (Table 4) indicated that three factors affected epixylic richness on extended log: canopy openness, mean DW diameter and modal DW decomposition class. The variability in the data set was well described by the model with an R^2 of 0.68 between the data and the predicted values. Epixylic richness was negatively correlated ($r = -0.31$) with canopy openness (Figure 3a), which was in turn significantly different among harvest types (Figure 2). Less species were found in the single pass harvest, which was the treatment with the most open canopy. Similarly epixylic richness was positively correlated with maximum DW diameter ($r = 0.36$) and decomposition class ($r = 0.32$; Figures 3b, 3c). Bigger and more decomposed DW held richer epixylic communities.

Individual species also responded to the forest management gradient. The distribution of the most common species among the treatments and relative to their position on the DW is shown in Table 5, separating epixylic species from generalist species and *Sphagnum* species. Surprisingly, nearly all species, including epixylics, were more commonly found on the forest floor than on the DW in all treatments. However, some differences are observed between the patterns of epixylic species, and generalist and *Sphagnum* associated species. Not only was the epixylic bryophyte community richer in variable canopy retention harvest than in the other two treatments, but individual epixylic species were generally more frequent in the variable canopy retention. As such epixylic species did not follow the harvest gradient. Furthermore, as mentioned above only three species

were found more often on DW than on the forest floor: *Anastrophyllum hellerianum* an epixylic liverwort, in the single pass harvest, *Dicranum fuscescens* an epixylic moss and *Ptilidium pulcherrimum*, an epiphytic liverwort that usually grows on living trees, in the unharvested control. *Jamesionella autumnalis* was more frequent on the forest floor in the unharvested control and in the variable canopy retention, but was found equally on the DW and on the forest floor in the single pass harvest. Interestingly, *Plagiothecium laetum* was never found on any DW in any treatment, but was found on the forest floor in every treatment, being more present in the variable canopy retention, intermediate in the single pass harvest and less present in the unharvested control. Other infrequent epixylic species (see complete species list in annex) showed the same pattern of distribution, with a higher frequency in the variable canopy retention, and on the forest floor than in the other treatments or on the DW.

While the pattern of greater frequency on the forest floor compared to DW continued for the generalist species, the pattern among forest harvest types is more variable. Some species such as *Pleurozium schreberi*, *Ptilidium ciliare* and *Dicranum polysetum* were found in similar proportion on the DW and the forest floor in every treatment. *Cephalozia lunulifolia* was more frequent in the unharvested control and the variable canopy retention harvest than in the single pass harvest. *Lophozia pleniceps* was the only generalist species more present in the unharvested control than in the variable canopy retention and in the single pass harvest and it was only growing on the forest

floor, never on the DW.

Sphagnum species were more present in the unharvested control and in the variable canopy retention. *S. capillifolium* and *S. russowii* were found in similar proportions on the DW and on the forest floor in all treatments. *S. undulatum* was never found in the single pass harvest, while *S. wulfianum* and infrequent *Sphagnum* associated species were never found in the unharvested control. *Sphagnum* spp. clearly dominates the forest floor in the control and in the variable retention but not in the single pass harvest (Figure 5).

4. Discussion

Many attributes of DW influence the quality of habitat it provides to epixylic species. Water content, texture, abundance, decomposition class and position relative to the forest floor affect the utilization of DW by epixylic species (Söderstrom, 1988a). Ohlson *et al.*, (1997) have previously shown that DW abundance influences bryophyte diversity, however in this study harvesting technique did not seem to affect DW abundance and DW abundance did not appear to significantly affect epixylic richness. Contact with forest floor and distance from forest floor were expected to affect epixylic distribution as these factors influence DW water content, and therefore habitat humidity (Muhle and Leblanc, 1975). However humidity may not be a limiting factor on the Clay Belt with its low potential evapotranspiration (Fenton & *al.*, 2008).

The three factors affecting epixylic richness through their variation among treatment will be discussed individually. Differences seen in DW diameter between variable retention and the others treatments may be due to the origin of the DW. In the unharvested control, DW in place came from entire downed trees that retained their apex with a small diameter. In contrast, in the single pass harvest DW came from cutting trees of various sizes and shapes while in variable canopy retention harvest DW came from debris left on site after harvest and from a significant number of large trees that fell after the harvest (pers. comm.). These larger diameter logs could have affected epixylic richness in two ways. Bigger DW decomposes slower, resting therefore longer on the forest floor and consequently increasing availability for epixylic bryophyte colonization as demonstrated by Andersson & Hytterborn (1991). Söderström (1987 and 1989) has previously shown that dispersal is the most important factor limiting epixylic species distribution, a factor particularly relevant for epixylic species where the dynamic substrate must remain on the forest floor long enough for spores to reach the new available habitat. In addition, bigger DW lifts the epixylic community higher above forest floor. This elevated situation allows epixylics to grow protected from fast growing forest floor bryophytes (e.g. some *Sphagnum* spp. and *Pleurozium schreberi*) that can bury DW via lateral growth (Hagemann 2010, Fenton et al. 2005). Ultimately, overgrowing (Dynesius 2010), a phenomenon that involves DW sinking into the organic layer, and burying by forest floor bryophytes strongly impacts resting time on the forest floor, and therefore colonization time for epixylic bryophytes.

Rambo (2001) demonstrated that DW in advanced stage of decay held a richer bryophyte community, particularly for epixylic species. Decomposition class distribution did not differ among treatments (data not shown) and DW in all stages of decay were available in all treatments however, variable retention and unharvested control stands seemed to offer the highest habitat quality regardless of DW decomposition stage. Five uncommon species (including two epixylic species) were only found in unharvested plots and eight uncommon species were only found in variable retention plots. These differences in bryophyte colonization rate are probably due to microclimatic conditions that allowed for normal decomposition, in addition to the matrix of closed and open canopy that may be more suitable for a richer community of bryophytes as these plants can find the conditions of high humidity and low solar radiation they need. In contrast, in the single pass harvest where DW were burnt and dried by solar radiation, so the DW of the same decomposition class was of lower habitat quality because of other environmental characteristics, the epixylic colonization rate was lower, with only three uncommon species that were restricted to the single pass harvest plots of which only one was an epixylic moss.

Canopy openness and mean temperature are two factors modified by harvesting techniques. The intense canopy openness in single pass harvest blocks does not produce

a suitable environment for these poikilohydric organisms. Higher temperatures in this treatment are directly caused by canopy removal. As the sites were harvested only five to six years before the study took place, species richness was expected to be low and restricted to species adapted to high solar radiation, but surprisingly we documented the presence of some epixylic species. Single pass harvest leaves some small trees in place and part of the site undisturbed and these undisturbed sites represent pockets of habitat that had retained some of the characteristics making it suitable for epixylic survival and can act as refuge for part of the bryophyte community while waiting for better conditions, such as more extensive canopy closure. Variable canopy retention offers a pattern of alternating machinery trails where all trees were harvested and leave strips where some to all trees remained, creating a variety of ecological niches that allows colonization by many different species of bryophytes requiring different habitats (Cole *et al.*, 2008. Rambo & Muir, 1998) as would be predicted by the intermediate disturbance hypothesis (Connell, 1978). Moreover, even if species richness was expected to be low in single pass harvest, sampling of this treatment gives us information on the effect of drastic changes in environmental conditions for survival of the epixylic and the others species

Generalist and epixylic species were more frequent on the forest floor than on DW. The large amount of epixylic species found on the forest floor may be a reflection of the makeup of the forest floor. The forest floor was often composed of fine woody debris

(FWD; small twigs, bark pieces, saw dust and other woody material). These piles of FWD may act, as a whole, as a bigger woody debris and retain enough humidity for bryophyte implantation. As suggested by LaRoi and Stringer (1976), many epixylics are not restricted to DW but show affinity for a few substrates. A more detailed analysis of the microtopography of the forest floor on which obligate epixylic species were found could provide more explanations, by revealing pockets of suitable habitat.

5. Implications for conservation

Variable canopy retention, with its matrix of open and closed habitat, provides a suitable environment for epixylic bryophyte species, supporting a richer community than found in either the unharvested control or the single pass harvest. Diameter and decomposition class of the downed logs were the two other environmental factors affecting richness. As suggested by Anger *et al.*, (2005) big logs must remain on site to provide habitat durable in time. This suggests that to maintain bryophyte diversity in the long term on sites harvested with variable canopy retention, large logs must be retained during harvest, giving time to for epixylic species to disperse and colonize the substrate. Similar results have been found for a number of species groups and forest types (McCullough, 1948; Gustafsson & Hallingbäck, 1988; Crites & Dale, 1998; Humphrey & *al.*, 2002; Franc & Götmark, 2008), however some studies have shown that small woody debris can play an important role in biodiversity conservation (Söderström, 1993). Harvesting treatments that have a smaller impact on environmental conditions by emulating secondary natural disturbances, such as variable canopy retention harvest, can be seen as a means to keep

habitat for epixylic species and therefore attain species and habitat conservation goals.

Acknowledgements

The authors gratefully acknowledge the valuable assistance in the field of Carolann Tremblay, Maryse Marchand, Dave Gervais and Sandrine Gauthier-Ethier. Emilie Tarroux, Xavier Cavard and Julien Moulinier provided support with statistical analyses. The comments of two anonymous reviewers improved the manuscript. Funding for this project was provided by a NSERC Collaborative Research Grant and the NSERC-UQAT-UQAM Industrial Chair in Sustainable Forest Management.

References

- Akaike, H. 1981. Likelihood of a model and information criteria. *Journal of Econometrics*. **16**: 3-14.
- Andersson, L.I., and Hytteborn, H. 1991. Bryophytes and decaying wood: A comparison between managed and natural forests. *Holarctic Ecology* **14**(2): 121-130.
- Anger, V.A., Messier, C., Baudet, M., and Leduc, A. 2005. Comparing composition and structure in old-growth and harvested (selection and diameter-limit cuts) northern hardwood stands in Quebec. *Forest Ecology and Management*. **217**: 275-293.
- Cole, H.A., Newmaster, S.G., Bell, F.W., Pitt, D., and Stinson, A. 2008. Influence of microhabitat on bryophyte diversity in Ontario mixedwood boreal forest. *Can. J. For. Res.* **38**: 1867-1876.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199** (4335): 1302–1310. doi:[10.1126/science.199.4335.1302](https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302).
- Crites, S., and Dale, M.R.T. 1998. Diversity and abundance of bryophytes, lichens, and fungi in relation to woody substrate and successional stage in aspen mixedwood boreal forests. *Canadian Journal of Botany*. **76**: 641-651.
- Crum, H.A., and Anderson, L.E. 1981. Mosses of Eastern North America volume 1 & 2. Columbia University Press. New York, 1328 pp.
- Dilks, T.J.K., and Proctor, M.C. 1979. Photosynthesis, respiration and water content in bryophytes. *New Phytologist* **82**: 97-11.
- During, H.J. 1992. Ecological classification of bryophytes and lichens. In Bates, J., Farmer, A. *Bryophytes and lichens in a changing environment*. Clarendon Press, Oxford. pp. 1-31.
- Dynesius, M., Gibb, H., and Hjältén, J. 2010. Surface covering of downed logs: Drivers of a neglected process in dead wood ecology. *PLoS ONE* **5**(10): e13237. doi:[10.1371/journal.pone.0013237](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013237).
- Environment Canada. 2011. Canadian climate normals 1971-2000.
- Fenton, N.J., Lecomte, N., Légaré, S., and Bergeron, Y. 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forest of eastern Canada: Potential factors and management implications. *Forest Ecology and Management*. **213**: 151-159.
- Franc, N., and Götmark, F. 2008. Openness in management: Hands-off vs partial cutting in conservation forest, and the response of beetles. *Biological Conservation*. **141**: 2310-2321
- Fenton, N., Bescond, H., Imbeau, L., Boudreault, C., Drapeau, P., Bergeron, Y., 2008. Évaluation sylvicole et écologique de la coupe partielle dans la forêt boréale de

- la ceinture d'argile. p.395-412. In Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Drapeau, P., Bergeron, Y. Editors. Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec. Québec 568p.
- Grondin, P. 1996. Écologie Forestière. In Bérard, J.A., Côté, M. (Eds.), Manuel de foresterie. Les Presses de l'Université Laval, Québec. pp. 133-279.
- Gustafsson, L., and Hallingbäck, T. 1988. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forest in South-West Sweden. *Biological Conservation*. **44**: 283-300.
- Hagemann, U., Moroni, M.T., Gleibner, J., and Makeschin, F. 2010. Accumulation and preservation of dead wood upon burial by bryophytes. *Ecosystems*. **13**: 600-611.
- Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cormack, K.Jr, and Cummins, K.W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*. **15**: 133-275.
- Harvey, B.D., Leduc, A., Gauthier, S., and Bergeron, Y. 2002. Stand-landscape integration in natural disturbance-based management of the southern boreal forest. *Forest Ecology and Management*. **155**: 369-385.
- Hopkins, W.G. 2003. Les feuilles et les échanges gazeux. In *Physiologie végétale*. Édition De Bock Université, Bruxelles. p. 156-157.
- Humphrey, J.W., Davey, S., Peace, A.J., Ferris, R., and Harding, K. 2002. Lichens and bryophyte communities of planted and semi-natural forest in Britain: the influence of site type, stand structure and deadwood. *Biological Conservation*. **107**: 165-180.
- Hulbert, S.H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*. **54**: 187-211.
- Hunter, M.L. (1990). *Wildlife, forests, and forestry: principles of managing forests for biological diversity*. Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall.
- La Roi, G.H., and Stringer, M.H.L. Ecological studies in the boreal spruce-fir forest of the North American Taiga. II. Analysis of the bryophyte flora. 1976. *Canadian Journal of Botany*. **54**: 619-643.
- Ley, L.M., and Crowe, J.M. 1999. An enthusiast's guide to the Liverworts and Hornworts of Ontario. Lakehead University Print Shop, Thunder Bay. 135pp.
- Marschall, M., and Proctor, M.C.F. 2004. Are bryophytes shade plants? Photosynthetic light response and proportion of chlorophyll *a*, chlorophyll *b* and total carotenoids. *Annals of Botany*. **94**: 593-603.
- McCullough, H.A. 1948. Plant succession on fallen logs in a virgin spruce-fir forest.

Ecology. **29**(4): 508-513.

- Muhle, H., LeBlanc, F. 1975. Bryophyte and lichen succession on decaying logs. Analysis along an evaporational gradient in Eastern Canada. *Journal of Hattori Botanical Laboratory*. **39**: 1-33.
- Ohlson, M., Söderström, L., Hörnberg, G., Zackrisson, O., and Hermansson, J. 1997. Habitat quality versus long term continuity as determinant of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. *Biological Conservation*. **81**: 221-231.
- Paton, J.A. 1999. *The Liverwort Flora of the British Isles*. Harley Books, Colchester. 626pp.
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., and the R Core team. 2008. *NLME: linear and nonlinear mixed effects models*. Vienna, Austria.
- Rambo, T.R. 2001. Decaying logs and habitat heterogeneity: Implications for bryophyte diversity in Western Oregon forest. *Northwest Science*. **75**(3): 270-277.
- Rambo, T.R., and Muir, P.S. 1998. Bryophyte species associations with coarse woody debris and stand ages in Oregon. *The Bryologist*. **101**(3): 366-376.
- R Development Core Team. 2011. *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rydin, H. 1997. Competition among bryophytes. *In Advances in Bryology* 6: 135-168.
- Shaw, J.A., and Goffinet, B. 2000. Physiological ecology. *In Bryophyte Biology*. Cambridge University Press. Cambridge. p.225-247.
- Söderström, L. 1987. Dispersal as a limiting factor for distribution among epixylic bryophytes. *Symposia Biologica Hungarica*. **35**: 475-483.
- Söderström, L. 1988a. Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in northern Sweden. *Nordic Journal of Botany* **8**: 89-97.
- Söderström, L. 1988b. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed stand in Northeast Sweden. *Biological Conservation*. **45**: 169-178.
- Söderström, L. 1989. Regional distribution patterns of bryophyte species on spruce logs in Northern Sweden. *The Bryologist*. **92**(3): 349-355.
- Söderström, L. 1993. Substrate preference in some forest bryophytes: a quantitative study. *Oikos*. **18**(3): 98-103.
- West, B.T., Welch, K.B., and Galecki, A.T. 2007. *Linear Mixed Models: A Practical Guide Using Statistical Software*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton, FL, USA.
- Youngblood, A.P. 1991.

Table 1: Values for stand characteristics at each site.

Variables	Sites		
	Fenelon	Gaudet	Puiseaux
Harvesting year	2004	2003	2004
Harvesting season	fall	winter	winter
Variable retention cut surface area	80 Ha	67 Ha	87 Ha
Mean basal area (site: m ² ha)	12.55	22.66	19.68
% harvested in variable retention (% stems >9cm)	76%	76%	63%

All sites have been harvested using multi functional machinery.

Table 2: Mean values of plot characteristics for each treatment type. Values are means followed by standard error. Values followed by different letters are significantly different, $p < 0.05$, $n = 212$

Variables	Treatment		
	Unharvested control	Variable canopy retention	Single pass harvest
	Mean \pm standard error	Mean \pm standard error	Mean \pm standard error
Number of logs	9.2 \pm 0.38 <i>a</i>	10.34 \pm 0.49 <i>a</i>	9.6 \pm 0.39 <i>a</i>
Mean temperature (°C)	11.37 \pm 0.11 <i>a</i>	12.51 \pm 0.11 <i>b</i>	14.27 \pm 0.12 <i>c</i>

Table 3: Mean values of DW characteristics for each treatment type. Values are means followed by standard error. Values followed by different letters are significantly different, $p < 0.05$, $n = 212$ DW except for canopy openness where $n = 146$

Variables	Treatment		
	Unharvested control	Variable canopy retention	Single pass harvest
	Mean \pm standard error	Mean \pm standard error	Mean \pm standard error
Total length (cm)	872.47 \pm 44.72 <i>b</i>	695.77 \pm 45.3 <i>a</i>	669.7 \pm 43.25 <i>a</i>
Minimum diameter (cm)	3.36 \pm 0.41 <i>a</i>	6.27 \pm 0.48 <i>b</i>	4.81 \pm 0.49 <i>c</i>
Maximum diameter (cm)	13.87 \pm 0.54 <i>a</i>	14.52 \pm 0.56 <i>a</i>	12.85 \pm 0.64 <i>a</i>
Mean diameter (cm)	9.11 \pm 0.26 <i>b</i>	10.8 \pm 0.4 <i>a</i>	9.28 \pm 0.42 <i>b</i>
% contact with ground	72.37 \pm 5.94 <i>a</i>	60.73 \pm 3.96 <i>a</i>	63.68 \pm 4.11 <i>a</i>
Maximum distance to ground(cm)	21.49 \pm 2.21 <i>a</i>	20.12 \pm 2 <i>a</i>	18.46 \pm 2.34 <i>a</i>
Decomposition class	2.77 \pm 0.14 <i>a</i>	2.93 \pm 0.12 <i>a</i>	2.83 \pm 0.13 <i>a</i>
Canopy openness	39.51 \pm 1.15 <i>a</i>	56.64 \pm 2.7 <i>b</i>	82.39 \pm 1.94 <i>c</i>

Table 4: Models tested for factors influencing epixylic richness, variables included, AICC and AICwt

Model name	Explanatory variables	AICC	AICwt
Mod 5	Decomposition class + Diameter + Canopy openness	513.26	0.95
Mod 4	Treatment + Canopy openness	520.79	0.02
Mod 9	Decomposition class + Diameter	522.00	0.01
Mod 10	Diameter + Canopy openness	523.50	0.01
Mod 11	Decomposition class + Canopy openness	523.58	0.01
Mod 8	Canopy openness	531.25	0
Mod 2	Treatment + Decomposition class	532.73	0
Mod 6	Decomposition class	533.01	0
Mod 7	Diameter	533.70	0
Mod 3	Treatment + Diameter	535.34	0

Table 5: Species frequency on extended DW by treatment (unharvested control, variable canopy retention harvest and single pass harvest) and by position relative to the DW (on the DW and on the forest floor), detailed by species for the most frequent species. Liverworts are followed by °, mosses are followed by *

	Unharvested control		Variable canopy retention harvest		Single pass harvest	
	on dw	on forest floor	on dw	on forest floor	on dw	on forest floor
Epixylic species						
<i>Anastrophyllum hellerianum</i> °	0	1	4	8	1	0
<i>Blepharostoma trichophyllum</i> °	0	1	4	13	1	2
<i>Dicranum fuscescens</i> *	5	3	12	16	2	14
<i>Jamesionella autumnalis</i> °	0	6	6	13	2	2
<i>Plagiothecium laetum</i> *	0	2	0	6	0	4
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> °	38	26	25	32	14	17
<i>Tetraphis pellucida</i> *	0	3	1	7	0	2
infrequent epixylic (13 spp)	2	8	8	26	2	6
Generalist species						
<i>Aulacomnium palustris</i> *	1	7	4	17	0	2
<i>Barbilophozia barbata</i> °	0	3	1	12	0	8
<i>Brachythecium starchii</i> *	0	1	1	10	0	3
<i>Cephalozia humilifolia</i> °	2	16	5	15	0	6
<i>Cephalozia pleniceps</i> °	0	6	0	2	0	2
<i>Cephaloziella rubella</i> °	0	0	2	6	1	2
<i>Dicranum polysetum</i> *	1	21	6	22	0	19
<i>Hylocomium splendens</i> *	3	8	2	14	0	7
<i>Lophozia ventricosa</i> °	0	6	0	7	1	8
<i>Pleurozium schreberi</i> *	48	73	49	73	32	63
<i>Ptilidium ciliare</i> °	29	52	23	43	17	50
<i>Pohlia nutans</i> *	1	9	3	19	0	12
<i>Polytrichum commune</i> *	0	1	3	6	1	5
<i>Ptilium crista-castrensis</i> *	8	20	12	32	1	14
infrequent generalists (19 spp)	2	12	7	24	0	15
Sphagnum and associates						
<i>Dicranum undulatum</i> *	1	5	0	4	0	0
<i>Sphagnum angustifolia</i>	2	4	1	6	0	2
<i>Sphagnum fuscum</i>	10	21	1	2	3	4
<i>Sphagnum capillifolium</i>	17	34	18	32	7	25
<i>Sphagnum russowii</i>	3	8	3	5	2	6
<i>Sphagnum fallax</i> (sensus lato)	12	23	8	24	5	10

<i>Sphagnum magellanicum</i>	6	15	7	18	4	6
<i>Sphagnum rubellum</i>	18	36	9	27	4	16
<i>Sphagnum vulfianum</i>	0	0	1	12	0	2
infrequent shagna and associates (7 spp)	0	1	1	11	1	6

Figure 1

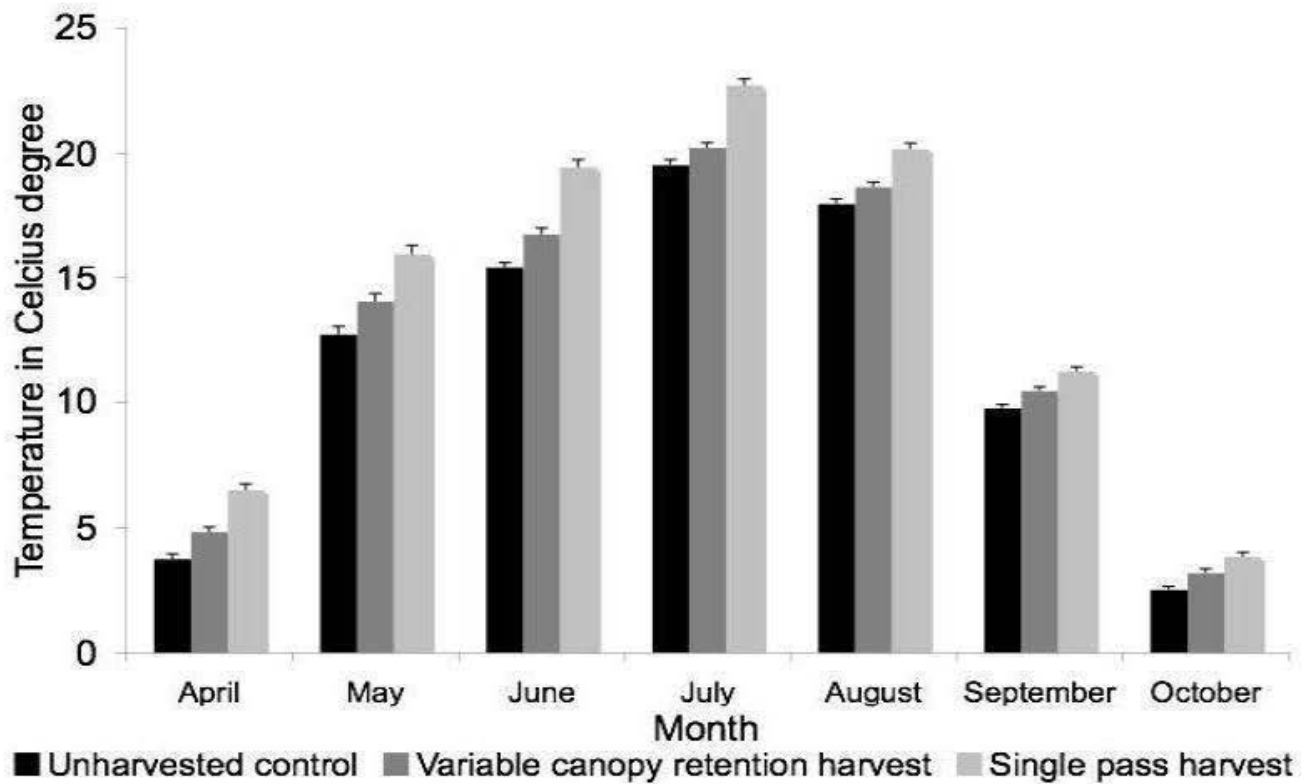


Figure 2

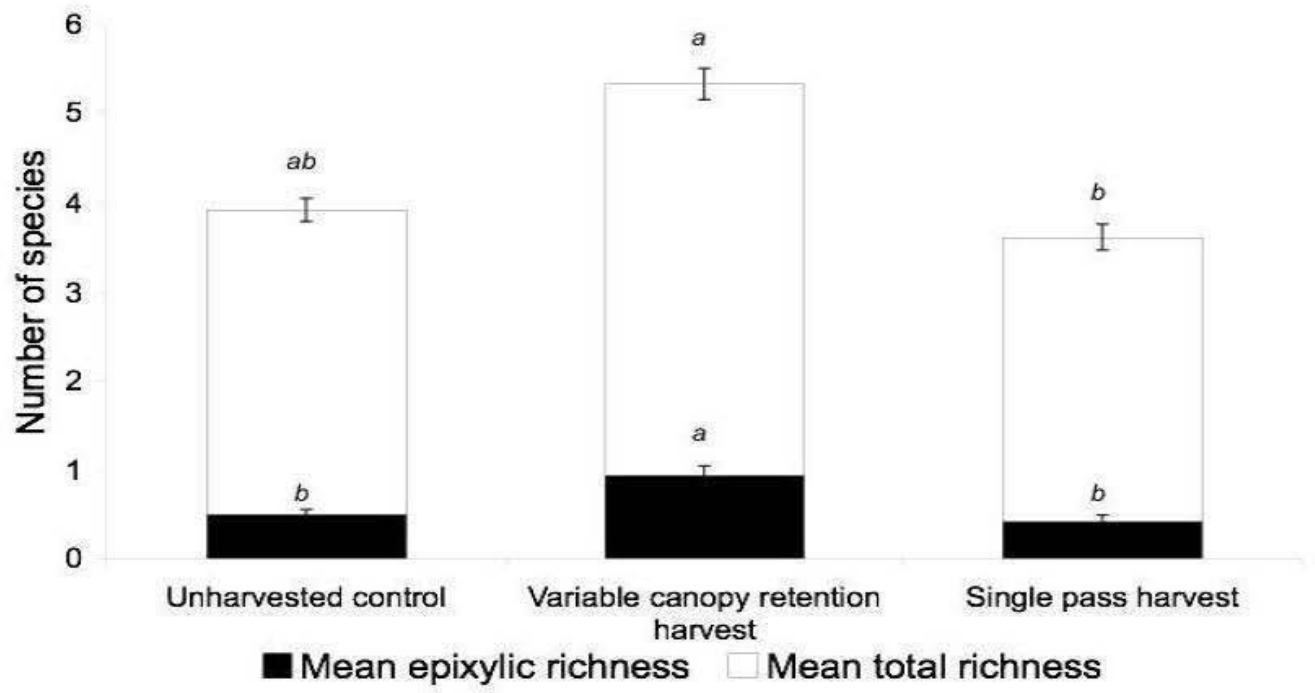


Figure 3

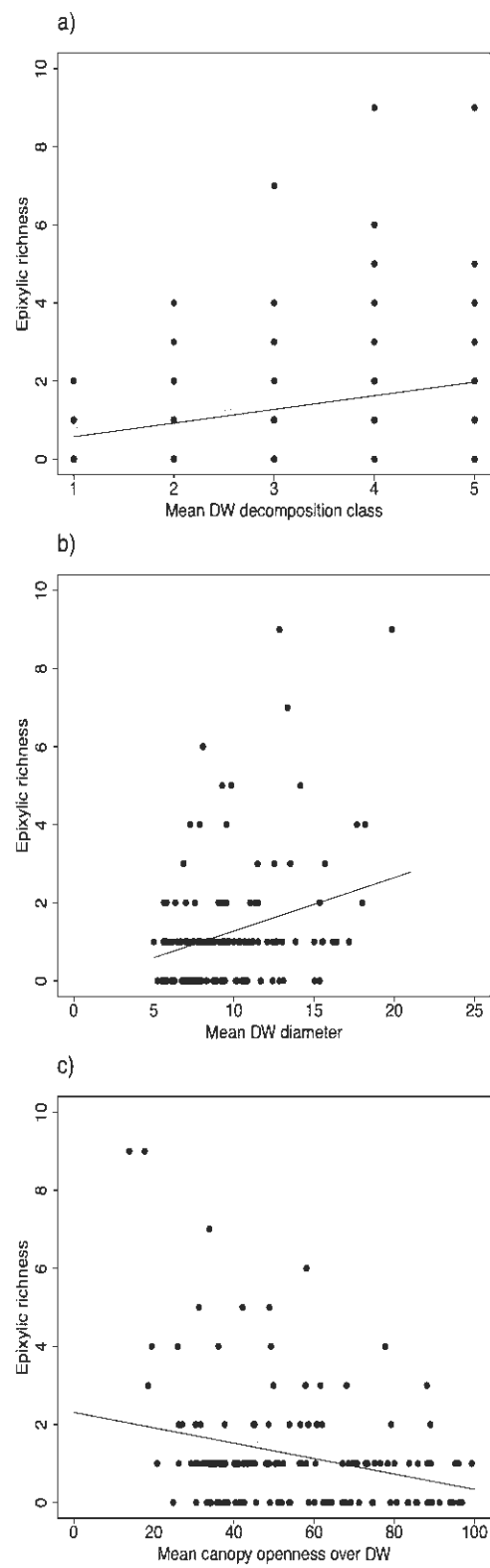


Figure 4

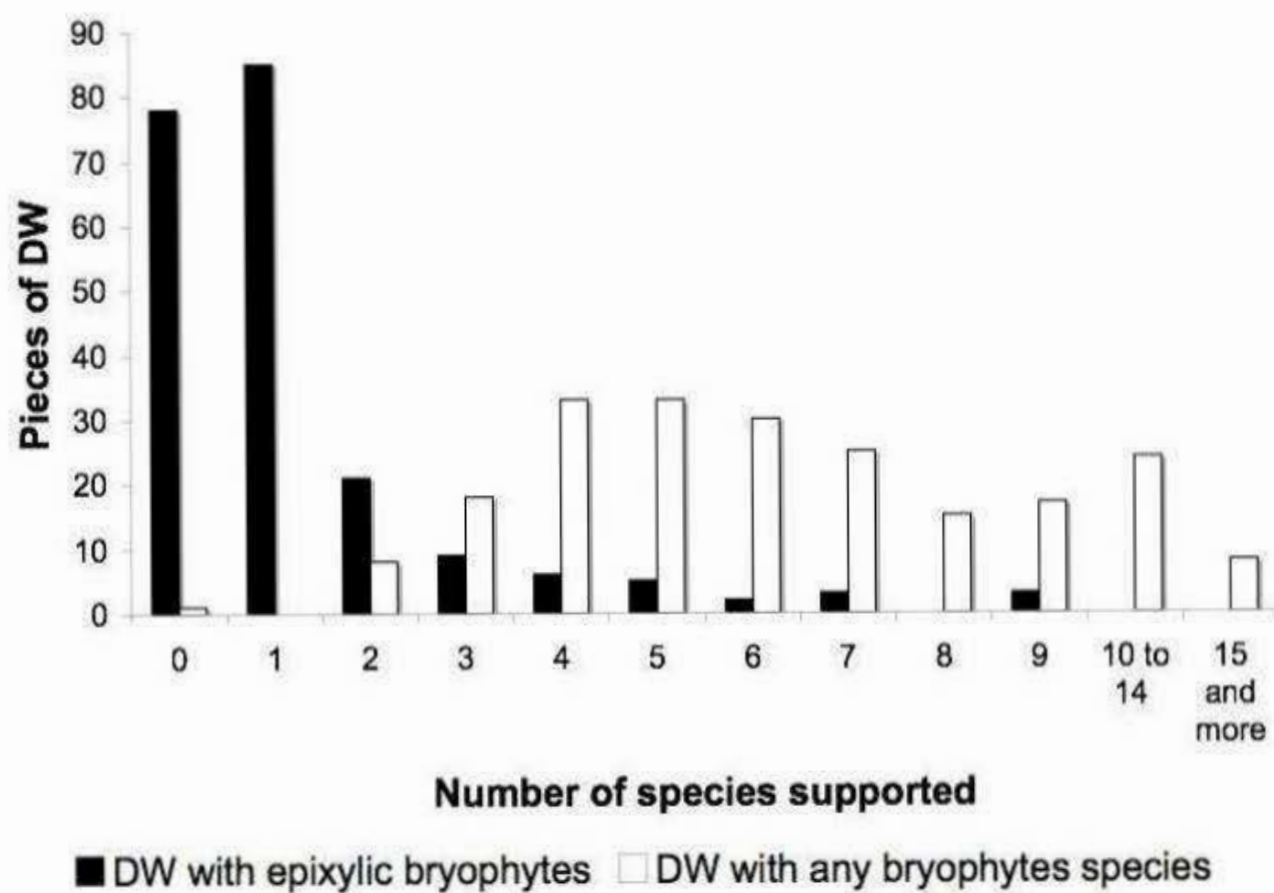
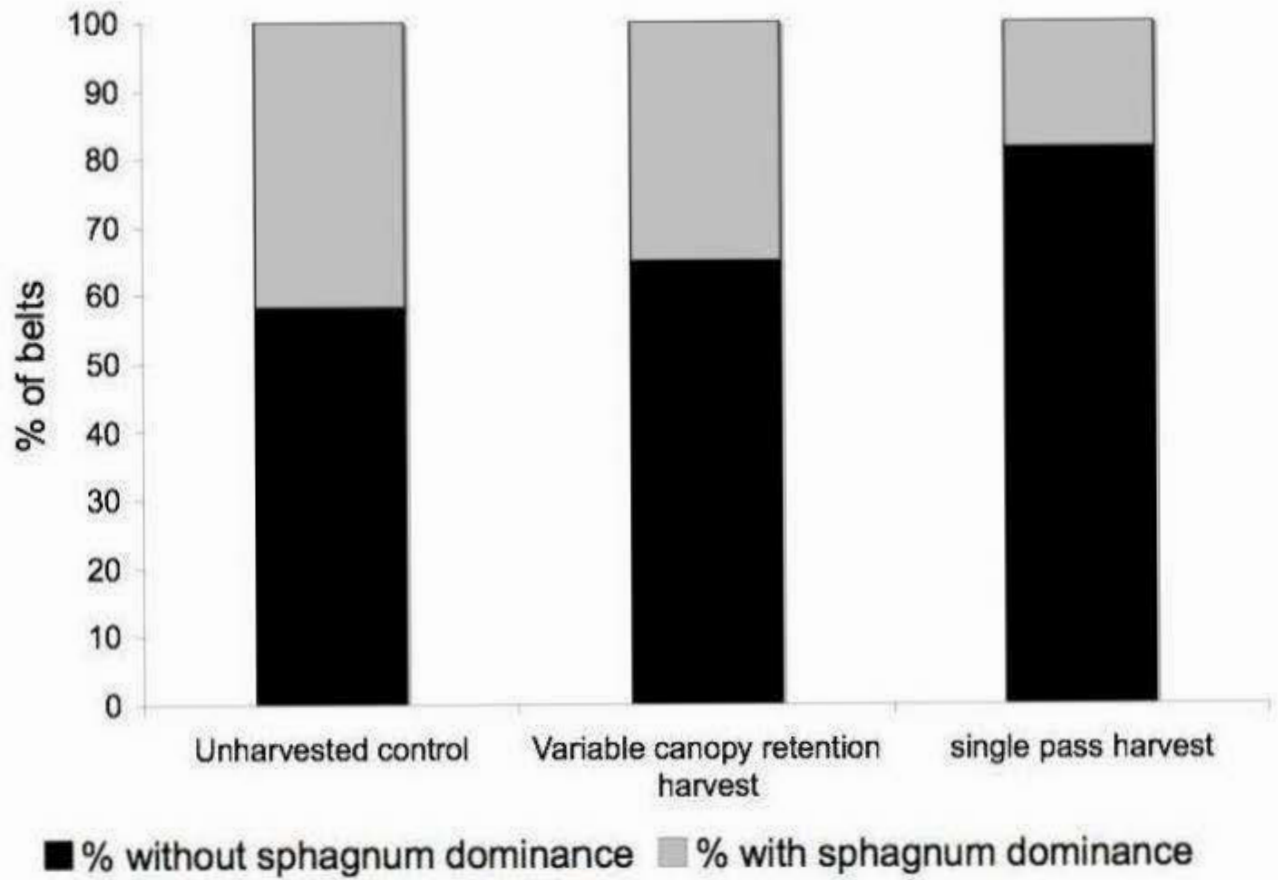


Figure 5



Appendix

Complete species list by treatment with regard to position on the extended log.

Values are frequencies. Epixylic liverworth are followed by °, epixylic moss are folowed by *, generalist liverworth are followed by °°, generalist moss are followed by **, liverwort associated with sphagna are followed by °°, moss associated with sphagna are followed by ***, sphagna are followed by #

treatment	control		partial cut		careful logging		total
position	on cwd	on forest floor	on cwd	on forest floor	on cwd	on forest floor	
Latin name							
<i>Anastrophyllum hellerianum</i> °	0	1	4	8	1	0	14
<i>Aulacomnium palustre</i> **	1	7	4	17	0	2	31
<i>Barbilophozia attenuata</i> °	0	1	1	0	0	0	2
<i>Barbilophozia barbata</i> °°	0	3	1	12	0	8	24
<i>Barbilophozia kunzeana</i> °	0	1	1	1	0	2	5
<i>Blepharostoma tricophyllum</i> °	0	1	4	13	1	2	21
<i>Brachytecium starchii</i> **	0	1	1	10	0	3	15
<i>Caliergon stramineum</i> ***	0	0	0	1	0	0	1
<i>Calypogeia muelleriana</i> °°	0	1	0	2	0	0	3
<i>Calypogeia sphagnicola</i> °°°	0	2	0	1	0	0	3
<i>Calypogeia suecica</i> °	0	1	0	0	0	0	1
<i>Campylium hispidulum</i> *	0	1	0	1	0	0	2
<i>Cephalozia bispuspidata</i> °°	0	0	1	2	0	1	4
<i>Cephalozia connivens</i> °°	0	5	0	1	0	3	9
<i>Cephalozia leucantha</i> °	0	1	0	0	0	0	1
<i>Cephalozia lunulifolia</i> °°	2	16	5	15	0	6	44
<i>Cephalozia pleniceps</i> °°	0	6	0	2	0	2	10
<i>Cephaloziella catenulata</i> °	1	1	0	0	0	1	3
<i>Cephaloziella hampaena</i> °	0	1	0	2	0	1	4
<i>Cephaloziella rubella</i> °°	0	0	2	6	1	2	11
<i>Ceratodon purpureus</i> **	0	0	0	0	0	1	1
<i>Dicranum fuscescens</i> *	5	3	12	16	2	14	52
<i>Dicranum montanum</i> *	0	0	0	0	1	1	2
<i>Dicranum ontariensis</i> **	0	0	0	0	0	1	1
<i>Dicranum polysetum</i> **	1	21	6	22	0	19	69
<i>Dicranum scoparium</i> **	0	0	1	1	0	0	2
<i>Dicranum undulatum</i> ***	1	5	0	4	0	0	10
<i>Drepanocladus uncinatus</i> **	0	0	1	2	0	0	3
<i>Geocalix graveolens</i> °°	0	0	1	2	0	0	3
<i>Herzogiella turfacea</i> *	0	0	2	3	0	1	6
<i>Hylocomnium splendens</i> **	3	8	2	14	0	7	34
<i>Hypnum curvifolium</i> **	0	2	0	0	0	0	2

<i>Hypnum ipomens</i> **	1	0	1	2	0	4	8
<i>Jamesionella automnalis</i> °	0	6	6	13	2	2	29
<i>Lophocolea bidentata</i> °°	0	0	0	1	0	0	1
<i>Lophocolea heterophylla</i> °°	0	0	1	4	0	1	6
<i>Lophozia longiflora</i> °	1	0	0	1	0	0	2
<i>Lophozia ventricosa</i> °°	0	6	0	7	1	8	22
<i>Lepidozia reptans</i> °°	0	0	1	1	0	1	3
<i>Mnium spinulosum</i> **	0	0	0	3	0	0	3
<i>Mylia anomala</i> °°°	0	0	0	1	0	0	1
<i>Nowelia curvifolia</i> °	0	0	1	5	1	0	7
<i>Plagiothecium cavifolium</i> *	0	1	2	6	0	0	9
<i>Plagiothecium laetum</i> *	0	2	0	6	0	4	12
<i>Pleurozium schreberi</i> **	48	73	49	73	32	63	338
<i>Pohlia nutans</i> **	1	9	3	19	0	12	44
<i>Polytrichum commune</i> **	0	1	3	6	1	5	16
<i>Polytrichum juniperum</i> **	0	2	0	1	0	2	5
<i>Polytrichum strictum</i> °	0	0	0	4	1	4	9
<i>Ptilium crista-castrensis</i> **	8	20	12	32	1	14	87
<i>Ptilidium ciliare</i> °°	29	52	23	43	17	50	214
<i>Ptilidium pulcherrimum</i> °	38	26	25	32	14	17	152
<i>Rhizomnium punctatum</i> **	0	1	0	1	0	1	3
<i>Sphagnum angustifolium</i> #	2	4	1	6	0	2	15
<i>Sphagnum capilifolium</i> #	17	34	18	32	7	25	133
<i>Sphagnum fallax</i> #	12	23	8	24	5	10	82
<i>Sphagnum fuscum</i> #	10	21	1	2	3	4	41
<i>Sphagnum girgensonii</i> #	0	0	1	4	0	1	6
<i>Sphagnum magellanicum</i> #	6	15	7	18	4	6	56
<i>Sphagnum prothallium stage</i> #	0	0	1	0	0	0	1
<i>Sphagnum rubellum</i> #	18	36	9	27	4	16	110
<i>Sphagnum russowii</i> #	3	8	3	5	2	6	27
<i>Sphagnum squarosa</i> #	0	1	0	2	0	1	4
<i>Sphagnum wulfianum</i> #	0	0	1	12	0	2	15
<i>Splachnum ampulanceum</i> **	1	0	0	0	0	0	1
<i>Tetraphis pellucida</i> *	0	3	1	7	0	2	13
<i>Thuidium delicatulum</i> **	0	1	0	0	0	0	1
<i>Tomenthypnum nitans</i> **	0	1	0	1	0	0	2

Conclusions générales

L'objectif principal de cette étude est de comparer les effets de deux techniques de récolte sur la disponibilité des débris ligneux grossiers et sur l'assemblage des communautés de bryophytes épixyliques. Les résultats ont démontré que les conditions microclimatiques sont plus limitantes que la disponibilité des débris ligneux grossiers pour la croissance des bryophytes épixyliques après la coupe. Les changements dans la composition de la population sont expliqués par l'évolution vers un microclimat plus défavorable suite à l'ouverture de la canopée (Schmalholz & Hylander, 2009). On a vu que les conditions micro environnementales étaient drastiquement modifiées après la CPRS (températures plus élevées, canopée plus ouverte, débris ligneux grossiers de petite taille). L'ouverture draconienne de la canopée suite au prélèvement de l'ensemble des tiges affecte non seulement les conditions environnementales, mais ces modifications se répercutent aussi sur la qualité des débris ligneux grossiers retrouvés sur le parterre. Comme la quantité et le type de débris ligneux grossiers sont des facteurs important pour la biodiversité dans les forêts boréales (Ohlson & *al.*, 1997), les débris ligneux grossiers retrouvés dans la CPRS, typiquement plus desséchés et durs, sont peu propices à l'implantation des bryophytes épixyliques. De plus, le prélèvement des tiges hypothèque le bassin de recrutement de débris ligneux grossiers potentiels, compromettant la répartition et la disponibilité des débris ligneux

des différentes classes de décompositions.

Les débris ligneux grossiers qui constituent des attributs structuraux très importants pour la diversité biologique, particulièrement dans les écosystèmes boréaux où la diversité potentielle d'espèces est basse, sont affectés par la récolte au niveau de leur répartition sur le site ainsi qu'au niveau de leurs caractéristiques physiques. Les conditions environnementales retrouvées après les activités de récolte rendent le site peu propice pour l'enchaînement normal des stades de décomposition. Ils provoquent de plus une rupture dans le bassin d'approvisionnement de débris ligneux grossiers disponibles pour la colonisation ultérieure par les organismes saproxyliques. La qualité des débris ligneux grossiers étant un des facteurs le plus influent sur l'assemblage des communautés de bryophytes épixyliques. La présente étude a démontré que les facteurs relatifs aux débris ligneux grossiers qui influencent la présence des espèces épixyliques sont le diamètre et la classe de décomposition. Dans les sites plus vieux, la mortalité suite aux perturbations secondaires affecte une variété de taille d'arbres et est continue, résultant en une variété de débris ligneux grossiers à des différents stades de décomposition (Harper & *al.*, 2005). Les chicots d'épinettes tombant rapidement au sol après la mort de l'arbre (Angers & *al.*, 2010), il importe donc d'assurer un apport constant dans le temps afin assurer la pérennité des communautés associées comme celles des bryophytes épixyliques et des autres organismes saproxyliques.

Cependant, les arbres croissant en milieu paludifié, typiquement peu productif, montrent des propriétés chimiques et physiologiques particulières suite à leur croissance très lente dans ces milieux. Cette densité du bois réduit la pénétrabilité des champignons responsable de la décomposition (Angers & *al.*, 2010), les débris ligneux grossiers inventoriés dans la présente étude se dégradaient peu rapidement et pouvaient rapidement être ensevelis par les sphaignes. Comme les gros morceaux de bois mort prennent plus de temps à se décomposer et sont plus difficilement inondés par les sphaignes, les mousses épixyliques, qui se dispersent difficilement, ont alors plus de temps pour s'y installer et croître. La présence de grosses pièces de bois mort ou de gros arbres laissés en place après les activités de récolte forestière est donc souhaitable pour maintenir la diversité des mousses épixyliques et celle des autres organismes associés au bois en décomposition (Kebli & *al.*, 2011).

La richesse des bryophytes est aussi affectée par la modification des facteurs environnementaux suite à l'ouverture de la canopée. La forte insolation limitant la croissance de plusieurs espèces épixyliques pionnières, limite aussi la capacité d'implantation des espèces qui suivent dans la succession. La plupart des bryophytes étant incapables, lors des fortes expositions, de se protéger contre la photoinhibition et

les dommages causés à la chlorophylle car la lignine absente des tissus des bryophytes est responsable de la protection des cellules végétales contre les rayons UV (Glime, 2007). L'ouverture de la canopée limite donc la croissance des bryophytes de manière générale en offrant des conditions peu propice à leur pleine croissance.

Implications pour l'aménagement forestier

La CAMC offre les conditions environnementales et une abondance de débris ligneux grossiers de qualité permettant l'établissement d'une riche et diverse communauté de bryophyte épixyliques. Comme les bryophytes épixyliques sont des organismes qui préfèrent le bois en décomposition comme substrat de croissance, elles sont donc très sensibles aux modifications dans leur environnement ainsi que dans la disponibilité de ce substrat. La capacité de coloniser un nouvel habitat étant le principal défi des organismes sténotopiques, la rareté des bryophytes épixyliques étant relative à leur capacité de dispersion. Les milieux soumis aux pressions de la récolte forestière doivent assurer une continuité au niveau de la disponibilité des débris à tous les stades de décomposition afin de maintenir les populations d'épixyliques. Les forêts surannées qui supportent typiquement une plus grande variété d'hépatiques et d'épixyliques que les forêts aménagées plus jeunes qui se régénèrent après une coupe totale, présentent un environnement plus hétérogène, plus humide et avec plus de débris ligneux grossiers procurant de meilleurs et plus abondants habitats (Rheault, 2007; Lesica & *al.*, 1991).

Les CAMC engendrent des conditions similaires à celles retrouvées dans les forêts surannées au niveau de l'intensité de l'ouverture de la canopée et de la disponibilité des débris ligneux grossiers et permettent donc d'assurer le maintien des communautés de bryophytes épixyliques. L'apport continu en débris ligneux grossiers suite à la CAMC procure donc aux bryophytes épixyliques la diversité et la disponibilité des substrats nécessaires au maintien des populations. Cependant, les espèces réputées épixyliques ne sont pas seulement restreinte à une classe de décomposition précise, mais peuvent tolérer une certaine variabilité comme le démontre les résultats de Söderström (1989) où plusieurs espèces sont retrouvées sur la presque totalité du gradient de décomposition. Ainsi, la conservation d'arbres sur pieds et de pièces de bois mort au sol lors des activités de récolte est essentielle pour maintenir la biodiversité des écosystèmes boréaux. Les CAMC constituent donc des techniques alternatives intéressantes pour maintenir les communautés de bryophytes épixyliques ainsi que celles des organismes associés au débris ligneux grossiers.

Les conclusions de cette étude démontrent bien que la CAMC favorise grandement la diversité des bryophytes en général et celle des épixyliques en particulier car elle tente de s'approcher des conditions retrouvées suite aux perturbations secondaires comme les épidémies et les chablis et permet l'apport de débris ligneux grossiers plus constant. Cette technique de récolte ne semble cependant pas être la

solution idéale dans les sites sujets à l'entourbement car elle favorise aussi la croissance des espèces responsables de ce phénomène. La stimulation de la croissance des espèces paludifiantes entraîne la submersion des pièces de bois en décomposition au sol plus rapidement et limite leur temps de disponibilité pour les organismes associés. Le temps de résidence étant un élément clé dans l'assemblage des communautés d'épiphytiques car il permet aux espèces épiphytiques de se disperser et d'atteindre le substrat avant l'enfouissement complet de ce dernier, il importe que les débris ligneux grossiers persistent un certain nombre d'années sur le sol forestier et suivent la séquence régulière de décomposition avant l'ensevelissement complet par les espèces humicoles ou paludifiantes.

La croissance des sphaignes responsables de la paludification successionale modifie les conditions édaphiques à tel point que la croissance des arbres s'en trouve limitée (Fenton et *al.*, 2009). L'élévation du niveau de la nappe phréatique suite à la croissance des sphaignes causent l'anoxie du milieu qui, couplé à l'acidification suite à l'absence de décomposition de la matière organique, limite la disponibilité des nutriments nécessaires à la croissance des épinettes (VanCleve & *al.*, 1983). Dans les forêts paludifiées du nord-ouest du Québec, les feux sévères qui consomment la majorité de la couche de matière organique favorisent l'établissement d'un peuplement productif sur la matière minérale après la perturbation alors que les feux légers laissent le sol

forestier pratiquement intact et favorisent l'établissement de peuplements moins productifs sur la matière organique (Simard & *al.*, 2007). La paludification des sites suite à la croissance accrue des sphaignes favorisées par l'ouverture de la canopée réduisant considérablement la productivité forestière (Lafleur & *al.*, 2010a) l'exposition du sol minéral et l'amélioration du drainage par diverse techniques favorise la productivité des sites au niveau de la croissance des épinettes noires, diminue la compétition entre les végétaux et augmente la température du sol (Lafleur & *al.*, 2011). Les arbres croissant dans les sites plus productifs ont une meilleure croissance et produiront ultimement des débris ligneux grossiers plus gros donc de meilleure qualité pour l'implantation des organismes saproxyliques et des bryophytes épixyliques. Dans les peuplements sujets à la paludification, la perturbation du sol est nécessaire car ces processus autogéniques réduisent la productivité (Lafleur & *al.*, 2010b), les traitements peu intrusifs ne parvenant pas à recréer les conditions obtenues suite aux perturbations naturelle sévères comme les feux de forêt qui consomment la presque totalité de la matière organique accumulée. Ainsi, les prescriptions à l'égard des CAMC devront d'abord tenir compte des conditions édaphiques en place. Cette technique ne devrait pas être considérée lorsque le site est déjà sujet à l'entourbement excessif.

Références introduction et conclusion générale

Amström, M., Dynesius, M., Hylander, K. & Nilsson, C. 2005. Effects of slash harvest on bryophytes and vascular plants in southern boreal forest clear-cut. *Journal of Applied Ecology*. **42**: 1194-1202.

Andersson, L.I. & Hytteborn, H. 1991. Bryophytes and decaying wood: A comparison between managed and natural forests. *Holarctic Ecology* **14**(2): 121-130.

Angers, V.A., Drapeau, P. & Bergeron, Y. 2010. Snag degradation pathways of four North American boreal tree species. *Forest Ecology and Management*. **259**: 246-256.

Bergeron, Y., Gauthier, S., Kafka, V., Lefort, P. & Lesieur, D. 2001. Natural fire frequency for the eastern Canadian boreal forest: consequences for sustainable forestry. *Canadian Journal of Forestry Research*. **31**: 384-391.

Bergeron, Y. 2008. Évaluation sylvicole et écologique de la coupe partielle dans la forêt boréale de la ceinture d'argile. *In* Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec. Québec. p.395-412.

Busby, J.R., Bliss, L.C. & Hamilton C.D. 1978. Microclimate control of growth rates and habitats of boreal forest mosses, *Tomenthypnum nitens* and *Hylocomnium splendens*. *Ecological Monographs*. **48**: 95-110.

Cole, H.A., Newmaster, S.G., Bell, F.W., Pitt, D. & Stinson, A. 2008. Influence

of microhabitat on bryophyte diversity in Ontario mixedwood boreal forest. *Canadian Journal of Forest Research* **38**: 1867-1876.

Crites, S. & Dale, M.R.T. 1998. Diversity and abundance of bryophytes, lichens, and fungi in relation to woody substrate and successional stage in aspen mixedwood boreal forests. *Canadian Journal of Botany*. **76**: 641-651.

Cyr, D., Gauthier, S., Bergeron, Y. & Carcaillet, C. 2009. Forest management is driving the eastern North American boreal forest outside its natural range of variability. *Frontiers in Ecology and the Environment*. **7**: 519–524.

Fenton, N.J. & Frego, K., A. 2005. Bryophytes (moss and liverwort) under remnant canopy in managed forests. *Biological conservation*. **122**: 417-430.

Fenton, N.J. & Bergeron, Y. 2006. Facilitative succession in a boreal bryophyte community driven by changes in available moisture and light. *Journal of Vegetation Science*. **17**: 65-76.

Fenton, N.J. & Bergeron, Y. 2007. *Sphagnum* community change after partial harvest in black spruce boreal forest. *Forest Ecology and Management*. **242**: 24-33

Fenton, N.J. & Bergeron, Y. 2008. Does time or habitat make old-growth forest species rich? Bryophyte richness in boreal *Picea mariana* forest. *Biological Conservation*. **141**: 1389-1399.

Fenton, N.J., Lecomte, N., Légaré, S. & Bergeron, Y. 2005. Paludification in black spruce (*Picea mariana*) forest of eastern Canada: Potential factors and

management implications. *Forest Ecology and Management*. **213**: 151-159.

Fenton, N., J., Simard, M. & Bergeron, Y. 2009. Emulating natural disturbances: the role of silviculture in creating even-aged complex structures in the black spruce boreal forest of eastern North America. *Journal of Forest Research*. **14**: 258-267.

Frego, K.A. 2007. Bryophytes as potential indicators of forest integrity. *Forest Ecology and Management*. **242**: 65-75

Gauthier, S., Vaillancourt, M.-A., Leduc, A., De Grandpré, L., Kneeshaw, D., Drapeau, P. & Bergeron, Y. 2008. Évaluation sylvicole et écologique de la coupe partielle dans la forêt boréale de la ceinture d'argile. *In* Aménagement écosystémique en forêt boréale. Presses de l'Université du Québec. Québec p.395-412.

Glime, J., M. 2007. *Bryophyte Ecology*. Volume 1. Physiological Ecology. Ebook sponsored by Michigan Technological University and the International Association of Bryologists. accessed on november 3 2011 at <http://www.bryoecol.mtu.edu/>.

Gustafsson, L. & Hallingbäck, T. 1988. Bryophyte flora and vegetation of managed and virgin coniferous forest in South-West Sweden. *Biological Conservation*. **44**: 283-300.

Hagemann, U., Moroni, M.T., Gleibner, J. & Makeschin, F. 2010. Accumulation and preservation of dead wood upon burial by bryophytes. *Ecosystems*. **13**: 600-611.

Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W.,

Cormack, K.Jr & Cummins, K.W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*. **15**: 133-275.

Harper, K.A., Bergeron, Y., Drapeau, P., Gauthier, S. & De Grandpré, L. 2005. Structural development following fire in black spruce boreal forest. *Forest Ecology and Management*. **206**: 293-306.

Jansova, I. & Soldan, Z. 2006. The habitat factors that affect the composition of bryophyte and lichen communities on fallen log. *Preslia*. **78**: 67-86.

Kebli, H., Drouin, P., Brais, S. & Kernaghan, G. 2011. Species composition of Saproxyti Fungal communities on decaying ogs in the boreal froest. *Soil Microbiology*. **61**: 898-910.

Kryus, N. & Jonsson, B., G. 1999. Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. *Canadian Journal of Forest Research*. **29**: 1295-1299.

Kushnevskaya, H., Mirin, D. & Shorohova, E. 2007. Patterns of epixylic vegetation on spruce logs in late-successional boreal forests. *Forest Ecology and Management*. **250**: 25-33.

Lafleur, B., Fenton, N.J., Paré, D., Simard, M. & Bergeron, Y. 2010a. Contrasting effects of season and method of harvest on soil properties and the growth of black spruce regeneration in the boreal forested peatland of eastern canada. *Silva Fennica*. **45**: 799-813.

Lafleur, B., Paré, D., Fenton, N.J. & Bergeron, Y. 2010b. Do harvest methods and soil type impact the regeneration and growth of black spruce stands in northwestern Quebec? 2010. Canadian Journal of Forest Research. **40**: 1843-1851.

Lafleur, B., Paré, D., Fenton, N.J. & Bergeron, Y. 2011. Growth of planted black spruce seedling following mechanical site preparation in boreal forested peatlands with variable organic layer thickness: 5-years results. Annals of Forest Science. **68**: 1291-1302.

Lesica, P., McCune, B., Cooper, S.V. & Hong, W.S. 1991,.Differences in lichen and bryophytes communities between old-growth and managed second-growth forest in the Swan Valley, Montana. Canadian Journal of Botany. **69**: 1745-1755.

La Roi, G.H. & Stringer, M.H.L. 1976. Ecological studies in the boreal spruce-fir forest of the North American Taiga. II. Analysis of the bryophyte flora. Canadian Journal of Botany. **54**: 619-643.

Ohlson, M., Söderström, L., Hörnberg, G., Zackrisson, O. & Hermansson, J. 1997. Habitat qualities versus long-term continuity as determinant of biodiversity in boreal old-growth swamp forests. Biological Conservation. **81**: 221-231.

Perhans, K., Appelgren, L., Jonsson, K., Nordin, U., Söderström, B. & Gustafsson, L. 2009. Retention patches as potential refugia for bryophytes and lichens in managed forest landscapes. Biological Conservation. **142**: 1125-1133.

Pedlar, J.H., Pearce, J.L., Venier, L.A. & McKenney, D.W. 2002. Coarse woody

debris in relation to disturbance and forest type in boreal Canada. *Forest Ecology and Management*. **158**: 189-194.

Rambo, T.R. 2001. Decaying logs and habitat heterogeneity: Implications for bryophyte diversity in Western Oregon forest. *Northwest Science*. **75**: 270-277.

Rambo, T.R. & Muir, P.S. 1998. Bryophyte species associations with coarse woody debris and stand ages in Oregon. *The Bryologist*. **101**: 366-376.

Rheault, H. 2007. Contribution des vieilles pessières noires au maintien de la biodiversité, Thèse de doctorat, Université Laval, Ste-Foy.

Ross-Davis, A., L. & Frego, K., A. 2002. Comparison of plantation and naturally regenerated clearcuts in Acadian forest: forest floor bryophyte community and habitat features. *Canadian Journal of Botany*. **80**: 21-33.

Simard, M. Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P.Y. & Paré, D. 2007. Forest productivity decline caused by successional paludification of boreal soils. *Ecological Applications*. **17**: 1619-1637.

Schmalhoz, M. & Hylander, K. 2009 Succession of bryophyte assemblages following clear-cut logging in boreal spruce dominated forest in south-central Sweden - Does retrogression succession occur? *Canadian Journal of Forest Research*. **39**: 1871-1880.

Söderström, L. 1987. Dispersal as a limiting factor for distribution among epixylic bryophytes. *Symposia Biologica Hungarica*. **35**: 475-483.

Söderström, L. 1988a. The occurrence of epixylic bryophyte and lichen species in an old natural and a managed stand in Northeast Sweden. *Biological Conservation*. **45**: 169-178.

Söderström, L. 1988b. Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in northern Sweden. *Nordic Journal of Botany* **8**: 89-97.

Söderström, L. 1989. Regional distribution patterns of bryophyte species on spruce log in Northern Sweden. *The Bryologist*. **92**: 349-355.

Van Cleve, K., Oliver, L., Schlentner, R., Viereck, L., A. & Dyrness, C.T., 1983. Productivity and nutrient cycling in taiga forest ecosystems. *Revue Canadienne de Recherche Forestière*. **13**: 747-766.

Annexe A

Disponibilité et durabilité des débris ligneux grossiers en pessière
boréale paludifiée

Introduction

Certains arbres morts peuvent rester sur pied plusieurs années avant de tomber sur le sol forestier, cependant, les épinettes restent peu longtemps sur pied après la mort de l'arbre, fournissant ainsi un recrutement constant dans le temps (Angers & *al.*, 2010). Par contre, les débris ligneux grossiers au sol se décomposent plus vite que les débris ligneux grossiers debout, les épinettes persistent alors donc dans le milieu moins longtemps. Cependant, les épinettes croissant dans les milieux paludifiés ont une croissance réduite (Simard & *al.*, 2007) donc un bois typiquement plus dense et aux propriétés physico-chimiques qui limite la capacité de pénétration des hyphes de champignons saproxylique ainsi que des autres organismes décomposeurs. Cette densité du bois fait que les débris ligneux grossiers d'épinettes issues de milieu paludifiés se décomposent plus lentement.

En effet, lorsque les arbres atteignent le sol forestier ils sont colonisés par une importante faune et flore particulière (arthropodes, mousses, lichens, champignons, bactéries) qui modifient les caractéristiques physico-chimiques du débris ligneux grossier et qui favorisent sa décomposition (Harmon & *al.*, 1986). Comme les débris ligneux grossiers se transforment à mesure qu'ils se décomposent, la disponibilité, la proximité des débris ligneux grossiers entre eux et le recrutement constant de nouveaux

débris ligneux grossiers est nécessaire pour assurer la pérennité des organismes décomposeur. Le temps de résidence au sol est un facteur clé dans l'assemblage de la communauté de bryophytes épixyliques (Söderström,1988). Celles-ci sont souvent limitées dans leur capacité de dispersion et la persistance des débris ligneux grossiers est essentielle pour maintenir une communauté riche et diversifiée.

Les conditions environnementales affectent la vitesse de décomposition des débris ligneux grossiers (Harmon & *al*, 1986). Dans les forêts paludifiées du N-O du Québec, un défi supplémentaire menace le temps de résidence des débris ligneux grossiers au sol. La croissance rapide de certaines espèces de sphaignes entraîne le recouvrement hâtif des débris ligneux grossiers et les enfouis sous une épaisse couche de matière organique acide réduisant les conditions propices à la décomposition (Haggeman & *al*, 2010). Les traitements sylvicoles qui ne perturbent pas la couche de matière organique non décomposée favorisent la croissance de ces sphaignes (Lafleur, & *al.*, 2010) ce qui limite ultimement la productivité des sites en plus de limiter les habitats disponibles pour les organismes associés aux débris ligneux grossiers en décomposition.

Objectif et Hypothèses

Des mesures ont été recueillies afin d'estimer le temps de disponibilité des débris ligneux grossiers dans la pessière à mousse du NO du Québec. La prévention de

l'inondation des débris ligneux grossiers par les espèces de bryophytes inondantes permet à ceux-ci d'atteindre des classes de décomposition plus élevées et de persister plus longtemps sur le parterre forestier. Ce temps de résidence au sol, ce délai avant l'enfouissement par les humicoles et les sphaignes, permet aux bryophytes épixyliques d'atteindre et de coloniser le débris ligneux grossiers. Les hypothèses testées dans cette annexe sont: 1) Le traitement sylvicole appliqué au site affectera le temps de disponibilité des débris ligneux grossiers, les traitements qui perturbent peu le sol favoriseront la croissance des espèces qui inondent les débris ligneux grossiers. Par conséquent, 2) les débris ligneux grossiers plus inondés ne suivent pas le cycle normal de décomposition, n'atteignent pas les classes de décomposition avancées et seront moins colonisés par les épixyliques. Inversement, 3) les débris peu inondés atteignent des classes de décomposition plus avancées et seront colonisés par les épixyliques.

Méthodologie

Le dispositif expérimental utilisé étant constitué de placettes permanentes inventoriées annuellement, il était donc impossible de prélever des galettes sur chacun des débris ligneux grossiers. Pour chacune des placettes permanentes inventoriées, un débris ligneux grossiers situé à l'extérieur des limites de la placette et représentant la classe de décomposition modale du transect, est tronçonné pour servir aux analyses dendrochronologiques. 45 débris ligneux grossiers ont ainsi été tronçonnés au niveau de

chacune des trois bandes de quadrats d'inventaire. Les disques ont été séchés, collés et sablés jusqu'à ce que les cernes de croissances soient bien visible. Les galettes ont ensuite été numérisées avec le scanner Epson expression 10000XL et modifiées dans Adobe Photoshop Elements Version 2.0.2, 1990-2002. Les cernes de croissance ont été mesurés avec le logiciel Cybis CooRecorder - Image Coordinate Recording program Version: 7.3 February 18 2010. Ce programme est utilisé pour enregistrer, à des fins scientifiques, des mesures de distance sur des images, permettant ainsi de mesurer précisément la taille de chacun des cernes de croissance. Les chronologies ainsi obtenues ont ensuite été interdatées avec une chronologie maîtresse produite par Nicolas Fauvart sur des épinettes prélevées, à la même date, dans la même région d'étude. Le logiciel CDendro 7.3 - Cybis dendro dating program Version: 7.3 May 22 2010 a été utilisé pour la datation dendrochronologique des échantillons d'arbres. Il permet la comparaison entre chronologies et donc l'interdatation lorsque l'une d'elle est datée.

Résultats

La table A.1 contient les informations relatives au traitement, à la classe de décomposition des débris ligneux grossiers (classe 1 (non décomposé) à classe 5 (très décomposé)), à leur âge selon les mesures d'interdatation et le niveau de fiabilité de ces interdatations, à la présence d'écorce et au taux de recouvrement des différentes guildes de bryophytes. L'observation préliminaire des résultats montre des patrons divergeant

entre les traitements au niveau du taux de recouvrement par les espèces inondantes en relation avec la date de la dernière année de croissance. Les débris ligneux grossiers dans le témoin (figure A.1a) semblent moins recouverts lorsque la date du dernier cerne de croissance est éloignée dans le temps et plus recouvert par les espèces inondantes pour les arbres mort récemment. Lorsqu'un traitement est appliqué au peuplement (figure A.1b et c), les débris ligneux grossiers présentent le patron inverse, c'est à dire que les plus vieux débris ligneux grossiers sont plus couverts par les espèces inondantes. La date du dernier cerne ne correspondant pas nécessairement à la date de la chute au sol des chicots, la mesure de la date de la chute serait plus adéquate pour estimer le temps nécessaire à la colonisation par les bryophytes

Lorsqu'on compare le niveau de recouvrement à la classe de décomposition, on constate une plus grande proportion de recouvrement des débris ligneux grossiers plus décomposée sauf dans le témoin où les débris ligneux grossiers les moins recouverts ont atteint des classes de décomposition plus élevées (figure A.2a). La distribution dans le traitement coupe à rétention variable de canopée (figure A.2b) ne montre aucun patron clair, les débris ligneux grossiers ayant plusieurs origines (mort naturelle avant la coupe, débris de coupe et mort par chablis suite à la coupe). Les débris ligneux grossiers qui sont morts il y a plusieurs années atteignent des classes de décomposition plus élevées dans tous les traitements (figure A.3a, b, c).

La richesse des bryophytes augmente avec la date du dernier cerne mesuré (figure A.4). Les plus vieux débris ligneux grossiers supportent plus de bryophytes, toutes espèces confondues. Le patron pour les espèces d'épiphytiques (figure A.5) est moins clair car il n'y a pas assez d'occurrence de ces dernières, bien que similaire, le taux de colonisation par les espèces épiphytique semble accéléré sur les débris ligneux grossiers inventoriés dans la CAMC. Le recouvrement par les espèces de sphaignes est différent selon le traitement appliqué au site (figure A.6). Le débris ligneux grossiers du témoin sont colonisés par un nombre moins élevé de sphaignes à mesure que le temps passe, le même patron est observé pour la coupe avec protection de la régénération et des sols. Dans la CAMC cependant, le patron est inversé, la diversité des sphaignes associées au débris ligneux grossiers augmente à mesure que la date de la mort du débris ligneux grossiers s'éloigne dans le temps.

Discussion

Les débris ligneux grossiers non-inondés dans le traitement témoin ont probablement passé une partie de leur temps de résidence à une certaine distance du sol, se préservant ainsi de l'inondation par les espèces terrestres qui aurait prévenu le déroulement normal du cycle de décomposition, en effet, les débris ligneux grossiers enfouis se décomposent peu (Hagemann & *al.*, 2010). Les conditions d'humidité étant plus élevées et constante dans le témoin, les débris ligneux grossiers qui n'étaient pas en

contact avec le sol ont quand même pu trouver une quantité suffisante d'humidité relative dans l'air pour maintenir une humidité interne suffisante et suivre le cycle normal de décomposition.

Le patron de recouvrement dans les sites soumis aux traitements de récolte correspond plus au patron attendu que celui qui est observé dans le témoin. Dans les sites ayant subi des traitement sylvicoles, les débris dont le dernier cerne de croissance est plus éloigné dans le temps sont plus recouvert par les espèces inondantes. Le potentiel d'inondation est surtout relié au taux de contact avec le sol qui peut augmenter avec le temps depuis la date de la mort de l'arbre. La présence d'arbres voisins dans le traitements témoin supportant souvent en partie l'arbre mort, prévient le contact de CWD avec le sol dans ce traitement. Les débris ligneux grossiers qui sont plus en contact avec le sol sont plus inondés à mesure que la date du dernier cerne s'éloigne dans le temps car les plantes ont eu plus de temps pour croître et submerger les débris ligneux grossiers. Par ailleurs, la date de la mort affecte peu le taux d'inondation car les arbres peuvent rester sur pied plusieurs années avant d'atteindre le parterre forestier. Le recouvrement par les espèces humicoles ou les sphaignes semble prévenir la séquence de succession des classes de décomposition, les débris ligneux grossiers moins inondés peuvent donc mieux se décomposer.

Le recouvrement par les bryophytes dans la coupe avec protection de la régénération et des sols pourrait avoir rendu plus propice les conditions de décomposition en maintenant un niveau d'humidité dans les débris ligneux (Hagemann & *al.*, 2010) alors que les débris ligneux grossiers trouvés au-dessus du couvert de bryophytes ont été desséchés sous l'action du soleil. Les débris ligneux grossiers qui persistent dans un environnement plutôt sec subissent le phénomène de durcissement du bois suite à la réduction du contenu en humidité, les premiers centimètres du débris deviennent blanchis par le soleil, prévenant le débris ligneux grossiers de la fragmentation. L'absence de fragmentation prévient la perte du contenu en humidité interne du débris ligneux grossiers (Harmon & *al.*, 1986), mais cette humidité interne n'est pas utilisable par les bryophytes épixyliques. Ce durcissement prévient aussi la colonisation du débris ligneux grossiers par les bryophytes épixyliques qui nécessitent un relâchement d'humidité de leur substrat pour s'y implanter. De plus, la dureté du débris ligneux grossiers réduit la capacité des bryophytes à s'implanter sur le débris ligneux grossiers car celui-ci présente moins d'aspérités et d'irrégularités qui représentent des sites probables d'implantation pour les spores ou gemmes des bryophytes (Söderström, 1988).

Les facteurs agissant sur la vitesse de décompositions sont multiples, mais n'ont pas été mesurés dans le cadre de la présente étude. De plus, le temps nécessaire à la

décomposition des pièces de bois dépend de l'espèce, de sa taille, du microclimat et de la cause de la mort (Harmon & *al.*, 1986). Comme c'est la persistance des débris ligneux grossiers dans le temps et dans un environnement aux conditions propices qui leur permet d'atteindre des classes de décomposition plus avancées, le délai observé entre la mort de l'arbre, sa chute au sol et son intégration au parterre forestier suite à l'enfouissement par les espèces inondantes représente le facteur majeur limitant le temps de résidence des débris ligneux grossiers au sol.

Conclusions

La persistance des débris ligneux grossiers dans le temps est nécessaire pour assurer la diversité des bryophytes épixyliques. Cependant, les conditions environnementales sont cruciales pour déterminer le temps de résidence au sol des débris ligneux grossiers. Le traitement témoin présente les conditions les plus favorables à la persistance des débris ligneux grossiers en autant que ceux-ci ne soient pas trop en contact avec le sol forestier. Auquel cas, l'inondation par les sphaignes, favorisée par certaines conditions environnementales de luminosité, freine le cycle normal de décomposition. La croissance des bryophytes sur les débris ligneux grossiers augmente son contenu en humidité, mais diminue la vitesse de décomposition car ces plantes sécrètent des composés secondaires aux propriétés antimicrobiennes qui préviennent l'activité des organismes décomposeurs. La vitesse de décomposition des débris ligneux

grossiers diminue ou même cesse complètement lorsqu'ils sont enfouis sous une couche de matière organique (Haggeman & *al.*, 2010). Finalement, afin d'assurer la préservation du bassin de débris ligneux grossiers face à l'enfouissement trop rapide, les pratiques de récolte devraient tenir compte de la propension des sites à l'entourbement et appliquer des prescriptions techniques assurant la perturbation du sol et des espèces inondantes.

Références annexe

Angers, V.A., Drapeau, P. & Bergeron, Y. 2010. Snag degradation pathways of four North American boreal tree species. *Forest Ecology and Management*. **259**: 246-256.

Hagemann, U., Moroni, M.T., Gleibner, J., & Makeschin, F. 2010. Accumulation and preservation of dead wood upon burial by bryophytes. *Ecosystems*. **13**: 600-611.

Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cormack, K.Jr, & Cummins, K.W. 1986. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*. **15**: 133-275.

Lafleur, B., Fenton, N.J., Paré, D., Simard, M. & Bergeron, Y. 2010. Contrasting effects of season and method of harvest on soil properties and the growth of black spruce regeneration in the boreal forested peatland of eastern Canada. *Silva Fennica*. **45**: 799-813.

Simard, M., Lecomte, N., Bergeron, Y., Bernier, P.Y. & Paré D. 2007. Forest

productivity decline caused by successional paludification of boreal soils.

Ecological Applications. **17**: 1619-1637.

Söderström, L. 1988. Sequence of bryophytes and lichens in relation to substrate variables of decaying coniferous wood in northern Sweden. Nordic Journal of Botany **8**: 89-97.

Tableaux et figures annexe

Tableau A.1: Caractéristiques des échantillons prélevées

Traitement	Date du dernier cerne	Fiabilité Cdendro	Présence d'écorce	Classe de décomposition	Taux d'inondation	Taux d'épiphytiques	Taux d'écorce ou xylème nu
Témoin	1995	0,15	oui	2	0	0	100
Témoin	2000	0,08	oui	1	0	0	100
Témoin	1978	0,21	oui	2	0	10	90
Témoin	1990	0,50	oui	2	0	0	100
Témoin	1971	0,63	non	3	0	0	100
Témoin	2005	0,46	détachée	1	0	0	100
Témoin	1994	0,22	non	3	10	0	90
Témoin	2001	0,43	oui	2	60	0	40
Témoin	2002	0,44	oui	2	60	20	20
Témoin	2005	0,58	oui	1	60	0	40
Témoin	2003	0,43	détachée	2	49	0	50
Témoin	1990	0,41	non	2	30	30	40
Témoin	2007	0,27	oui	1	0	0	100
Témoin	1977	0,2	détachée	3	0	5	95
CAMC	2000	0,28	détachée	3	0	0	100
CAMC	2008	0,17	détachée	2	0	0	100
CAMC	1998	0,30	oui	3	95	0	5
CAMC	2005	0,34	oui	2	0	0	100
CAMC	1977	0,52	non	5	10	40	50
CAMC	1986	0,38	détachée	4	85	0	15

CAMC	2002	0,29	détachée	3	50	0	50
CAMC	2005	0,14	détachée	2	50	0	50
CAMC	2008	0,39	oui	2	0	0	100
CAMC	2003	0,61	détachée	2	50	0	50
CAMC	1998	0,18	détachée	2	0	0	100
CAMC	2000	0,45	détachée	3	20	0	80
CAMC	1996	0,37	détachée	3	80	0	15
CAMC	2003	0,48	détachée	3	35	0	65
CAMC	2003	0,44	détachée	3	0	0	100
CPRS	2004	0,39	détachée	2	0	0	100
CPRS	2004	0,25	oui	1	0	0	100
CPRS	2003	0,24	détachée	2	0	0	100
CPRS	1994	0,30	détachée	3	0	0	100
CPRS	1999	0,42	détachée	2	60	0	40
CPRS	1998	0,24	oui	4	70	0	30
CPRS	2003	0,25	oui	3	0	0	100
CPRS	2002	0,11	Détachée	3	0	0	100
CPRS	2005	0,28	oui	3	0	0	100
CPRS	1981	0,33	détachée	5	100	0	0
CPRS	2003	0,49	détachée	2	0	0	100
CPRS	2004	0,35	détachée	2	40	0	60

CPRS

2003

0,43

détachée

2

0

0

100

Figure A.1 a: Taux de recouvrement par les espèces inondante selon la dernière année de croissance mesurée dans le traitement témoin

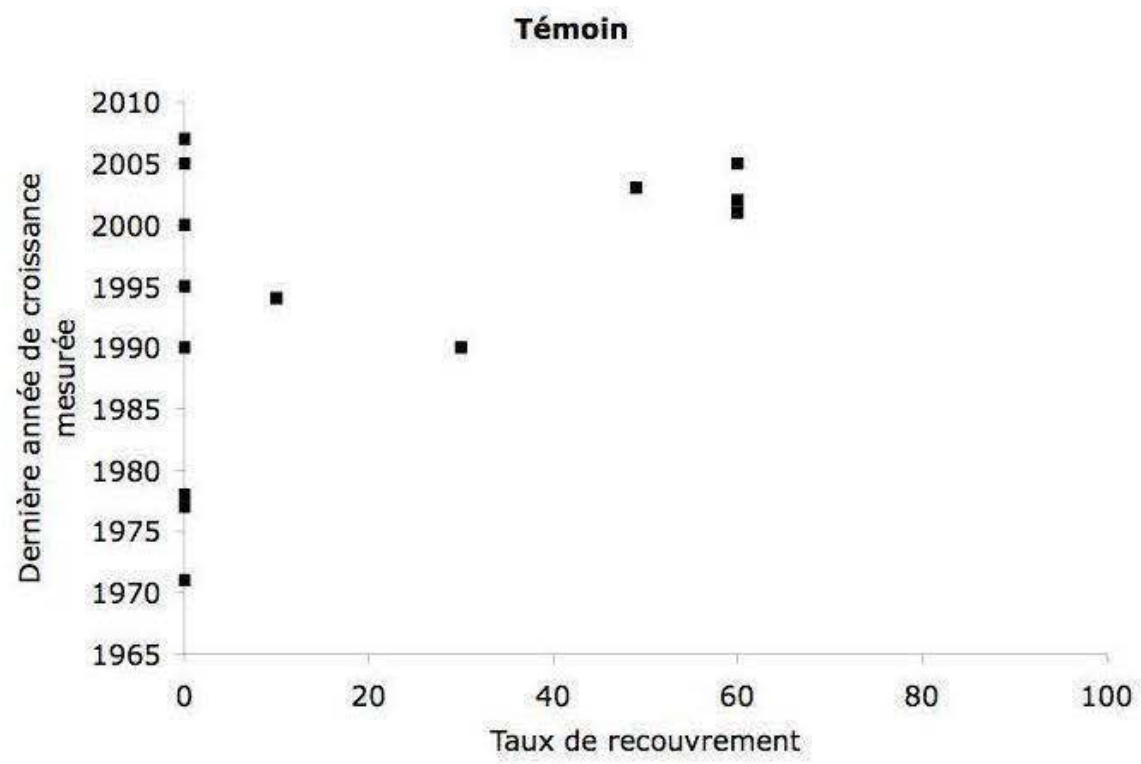


Figure A.1b: Taux de recouvrement par les espèces inondante selon la dernière année de croissance mesurée dans le traitement CAMC

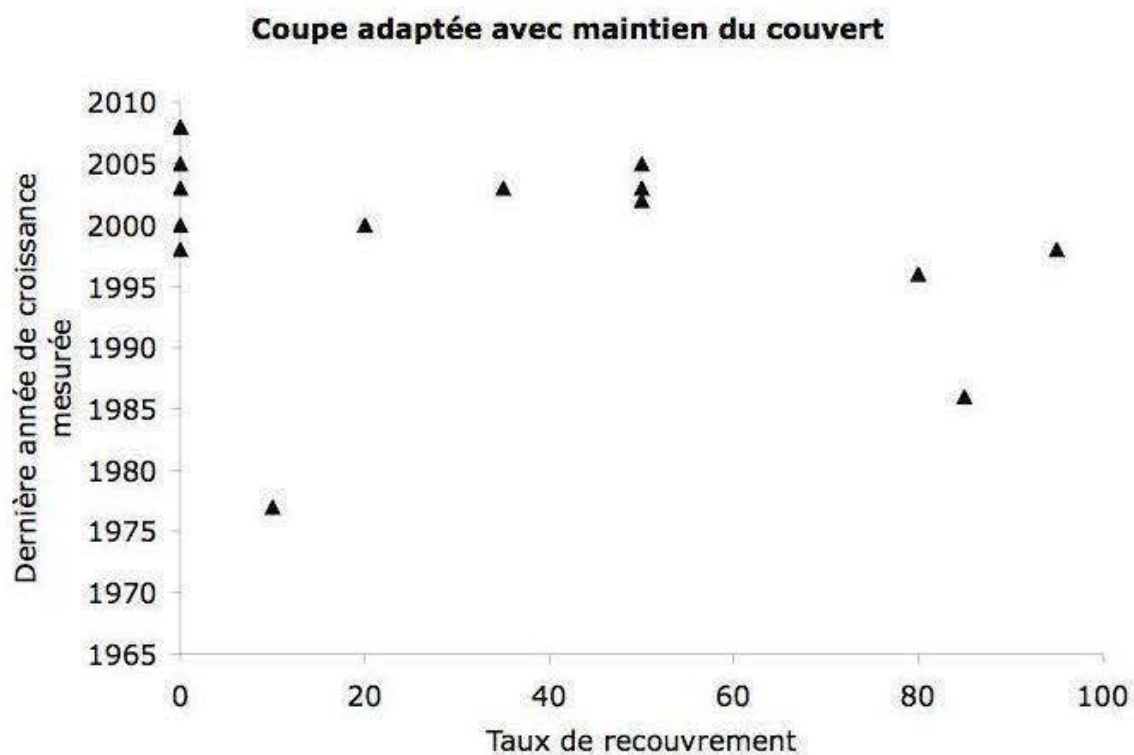


Figure A.1 c: Taux de recouvrement par les espèces inondante selon la dernière année de croissance mesurée dans le traitement CPRS

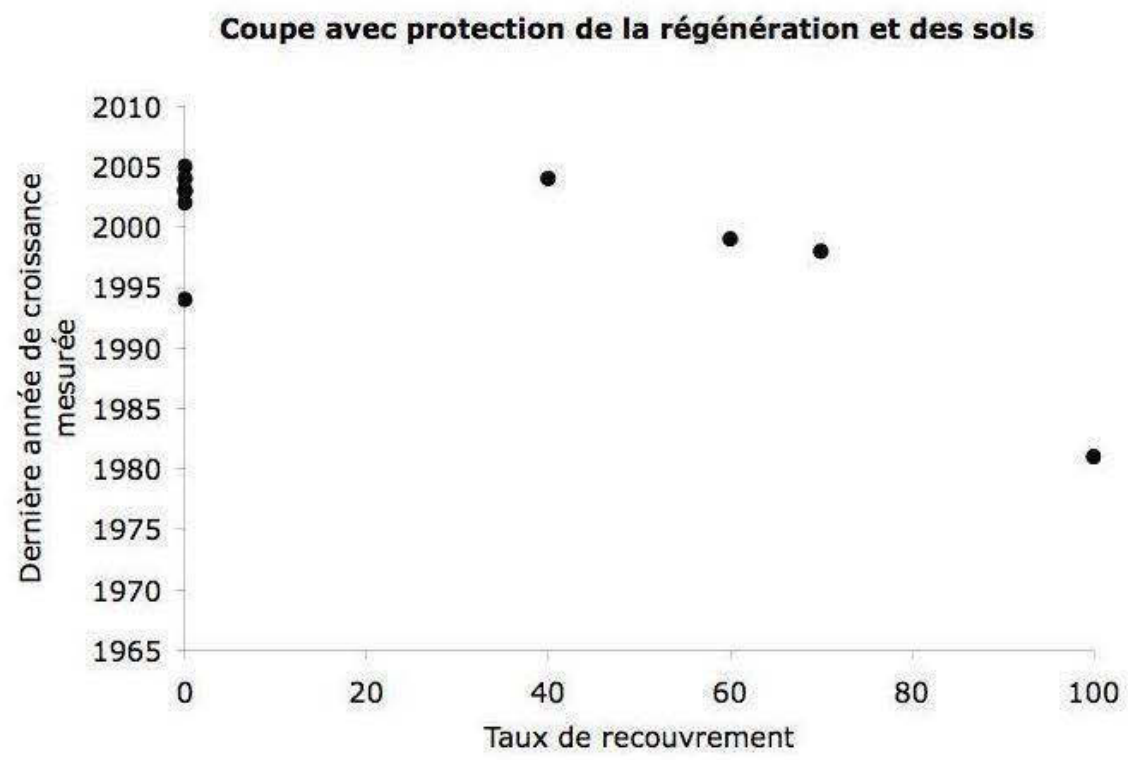


Figure A.2a: Taux de recouvrement des espèces inondantes selon les classes de décomposition dans le traitement témoin

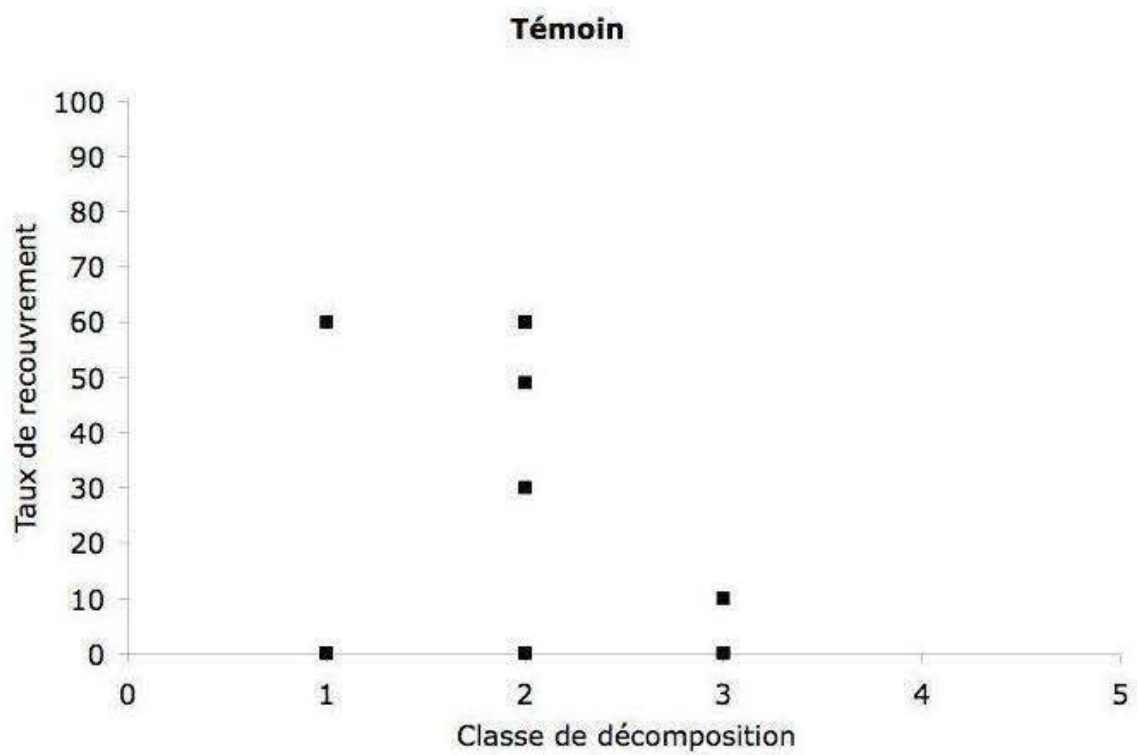


Figure A.2b: Taux de recouvrement des espèces inondantes selon les classes de décomposition dans le traitement CAMC

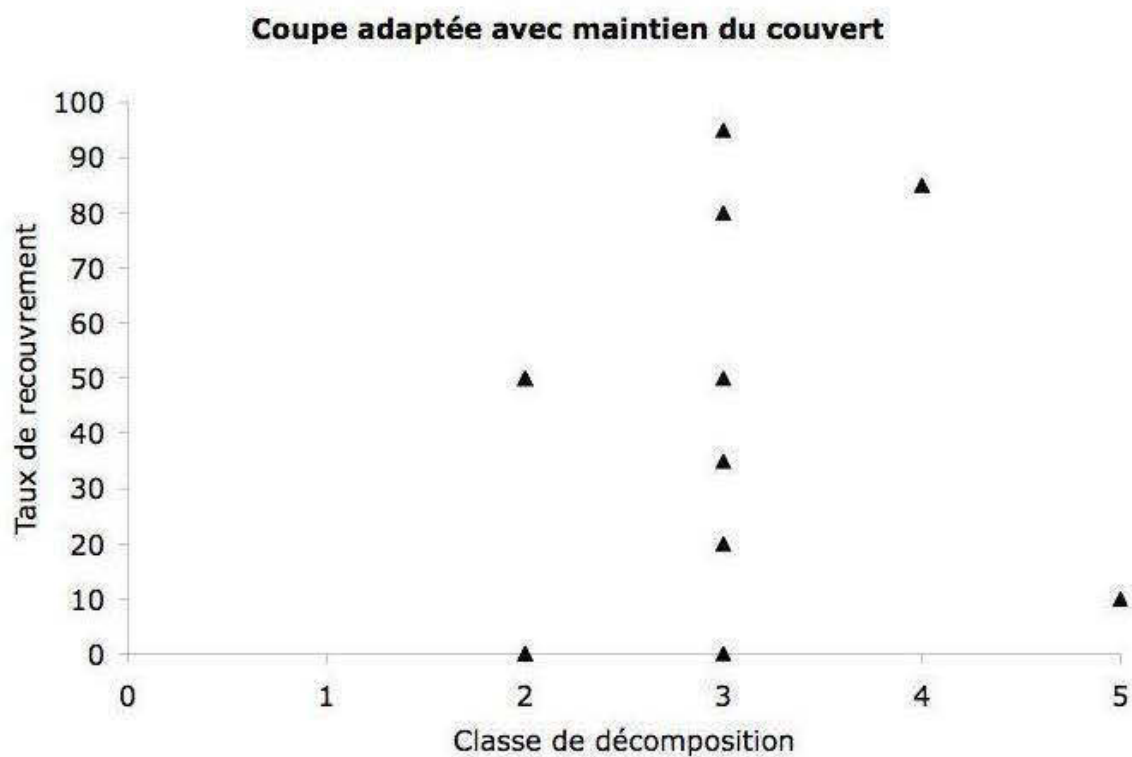


Figure A.2c: Taux de recouvrement des espèces inondantes selon les classes de décomposition dans le traitement CPRS

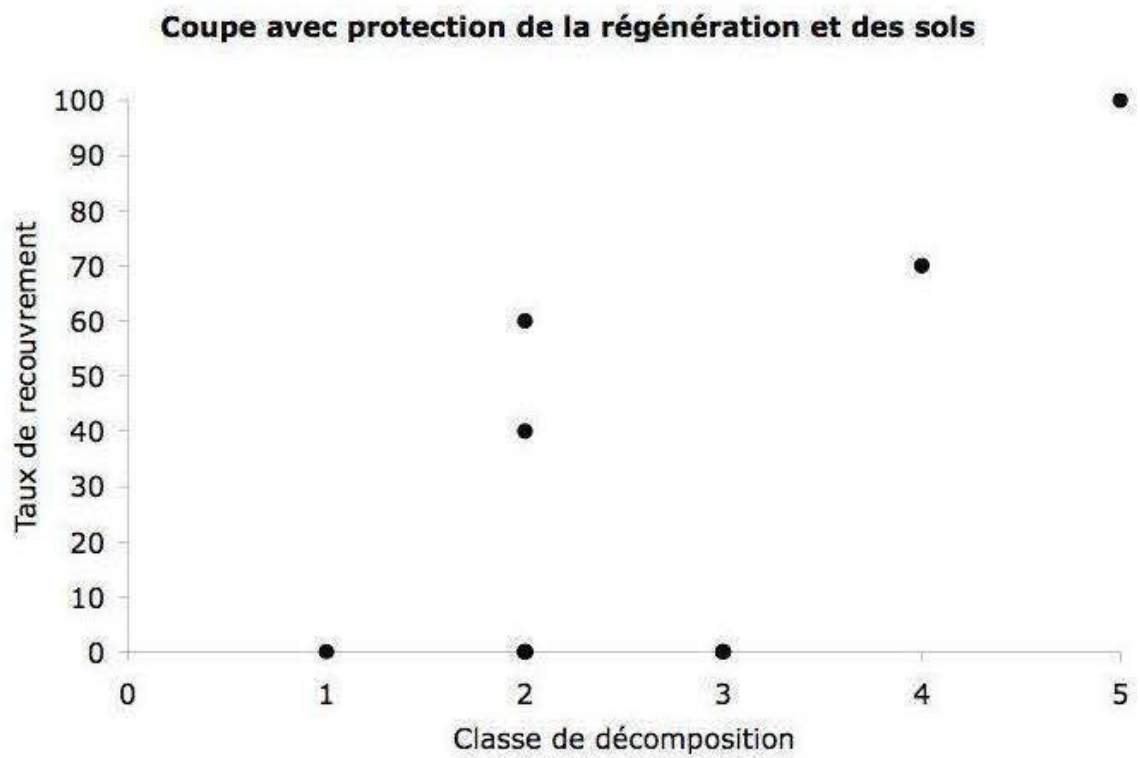


Figure A.3a: Classe de décomposition selon la dernière année de croissance dans le traitement témoin

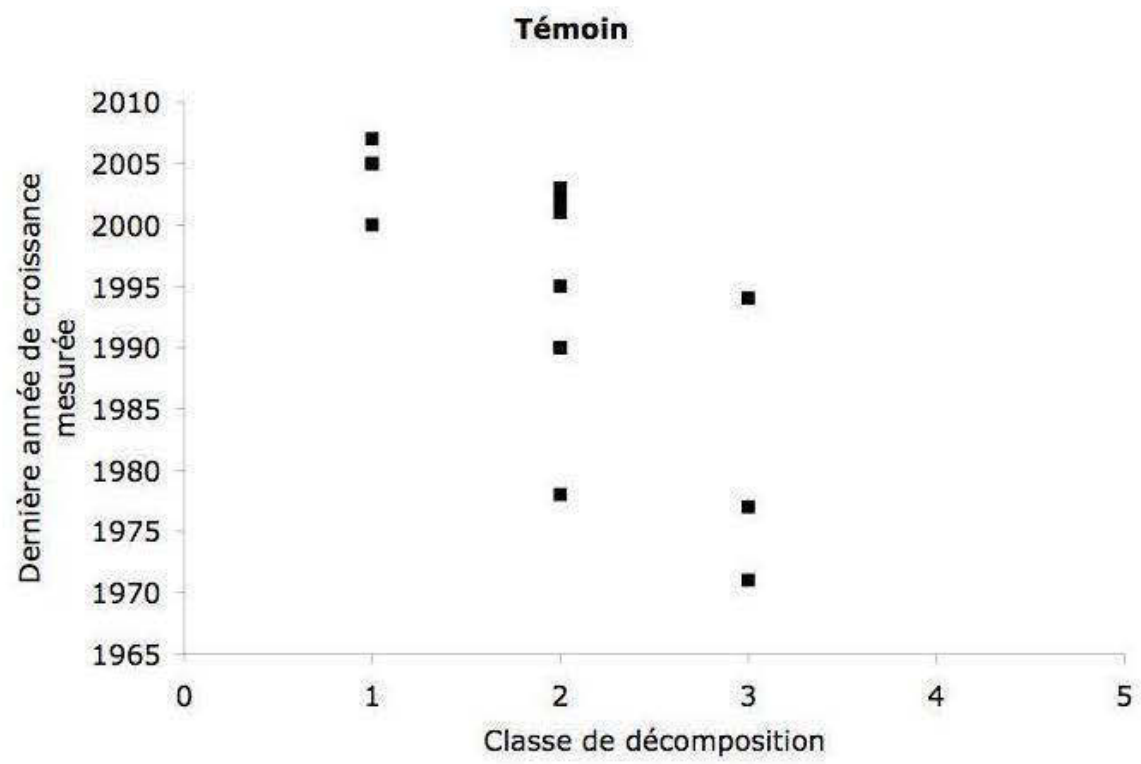


Figure A.3b: Classe de décomposition selon la dernière année de croissance dans le traitement CAMC

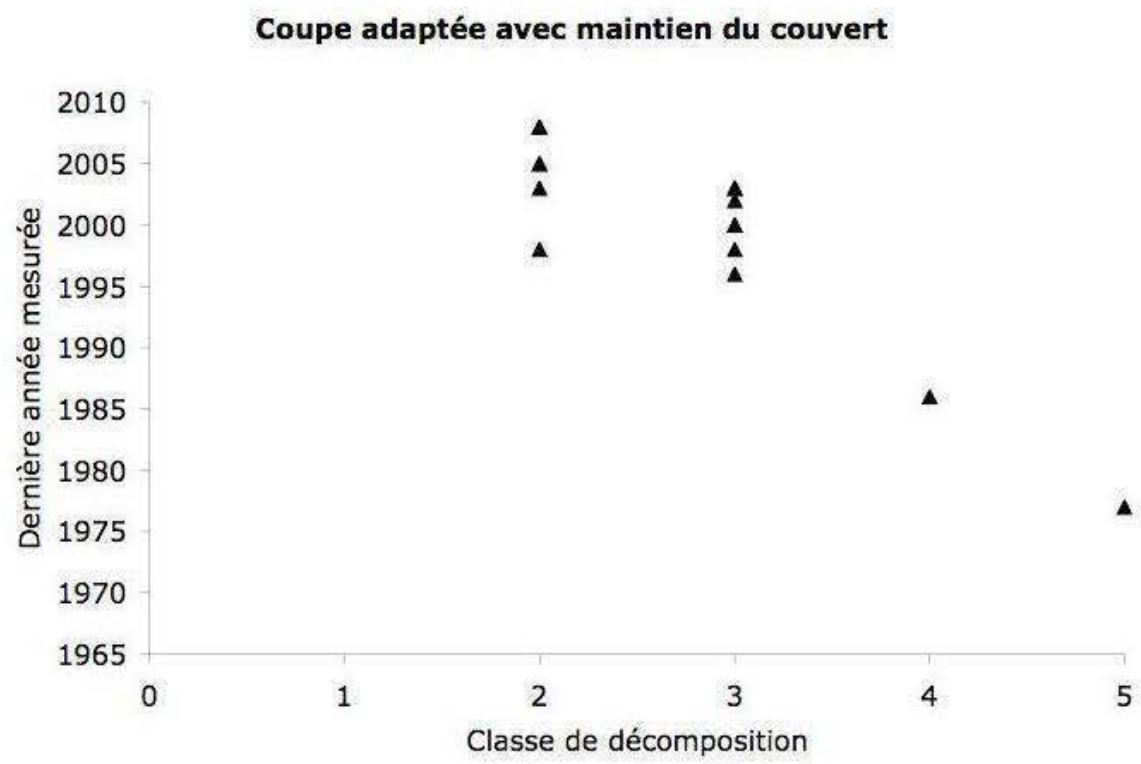


Figure A.3c: Classe de décomposition selon la dernière année de croissance dans le traitement CPRS

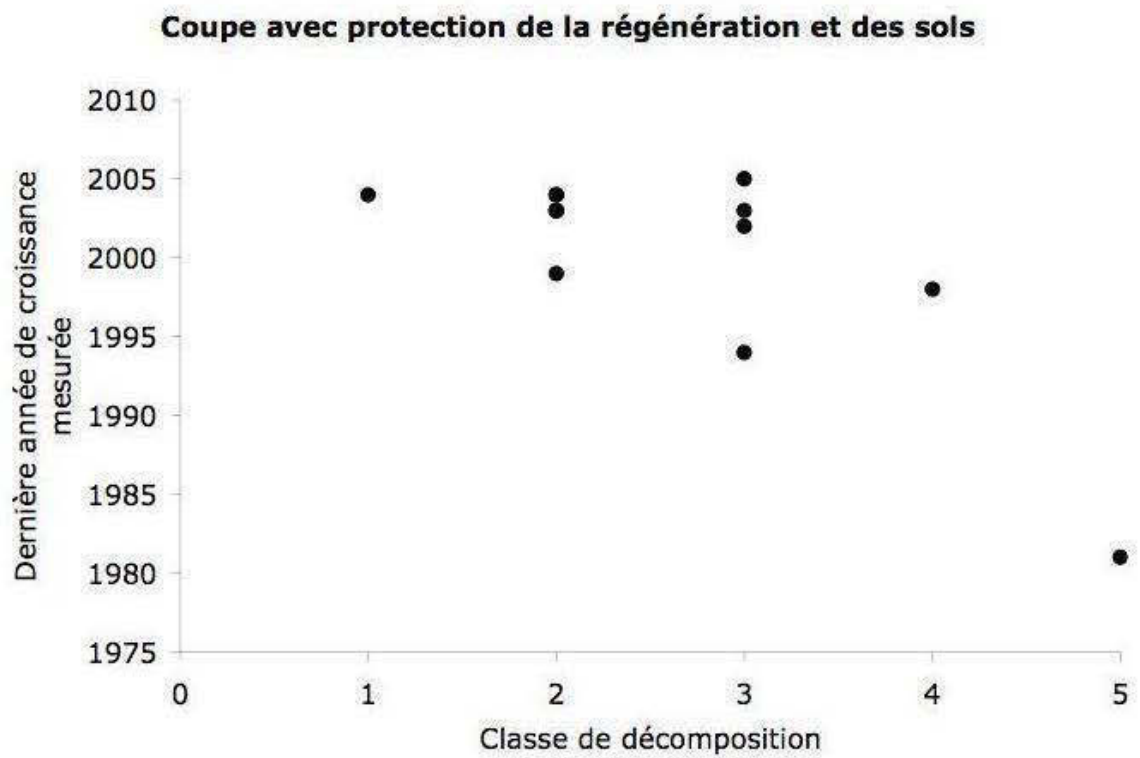


Figure A.4: Richesse moyenne globale par traitement selon la dernière année de croissance mesurée

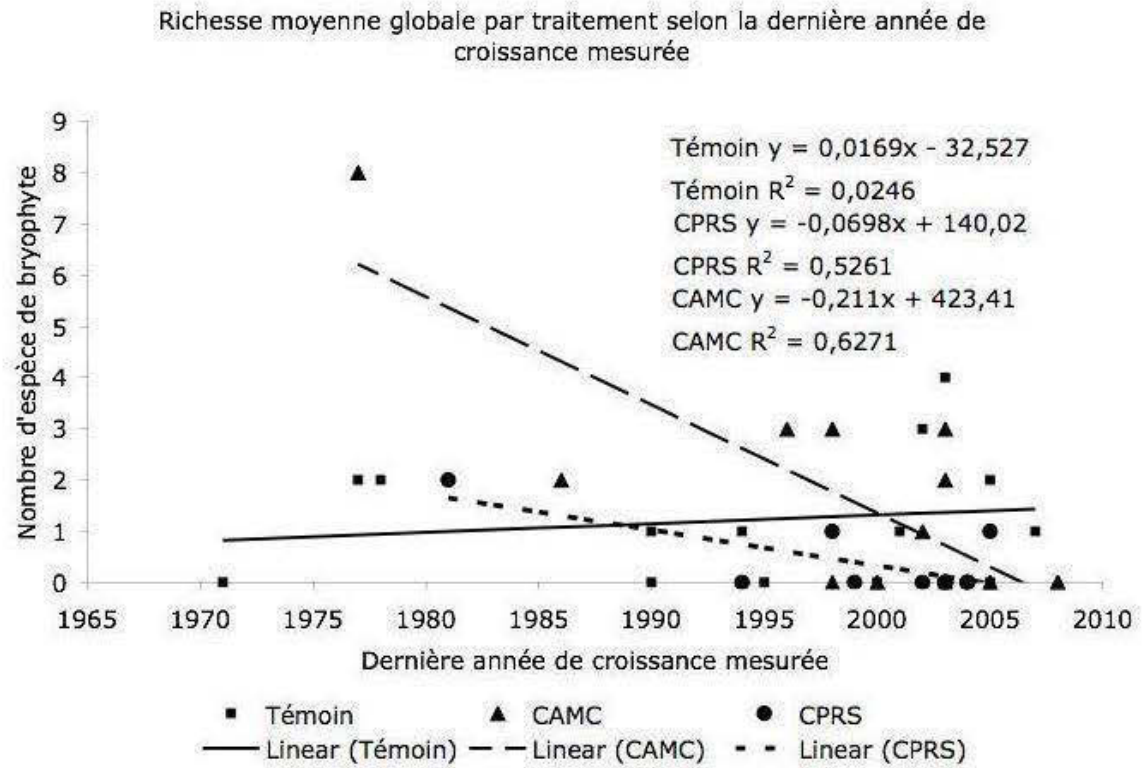


Figure A.5: Richesse moyenne des espèces épiphytiques par traitement selon la dernière année de croissance mesurée par traitements

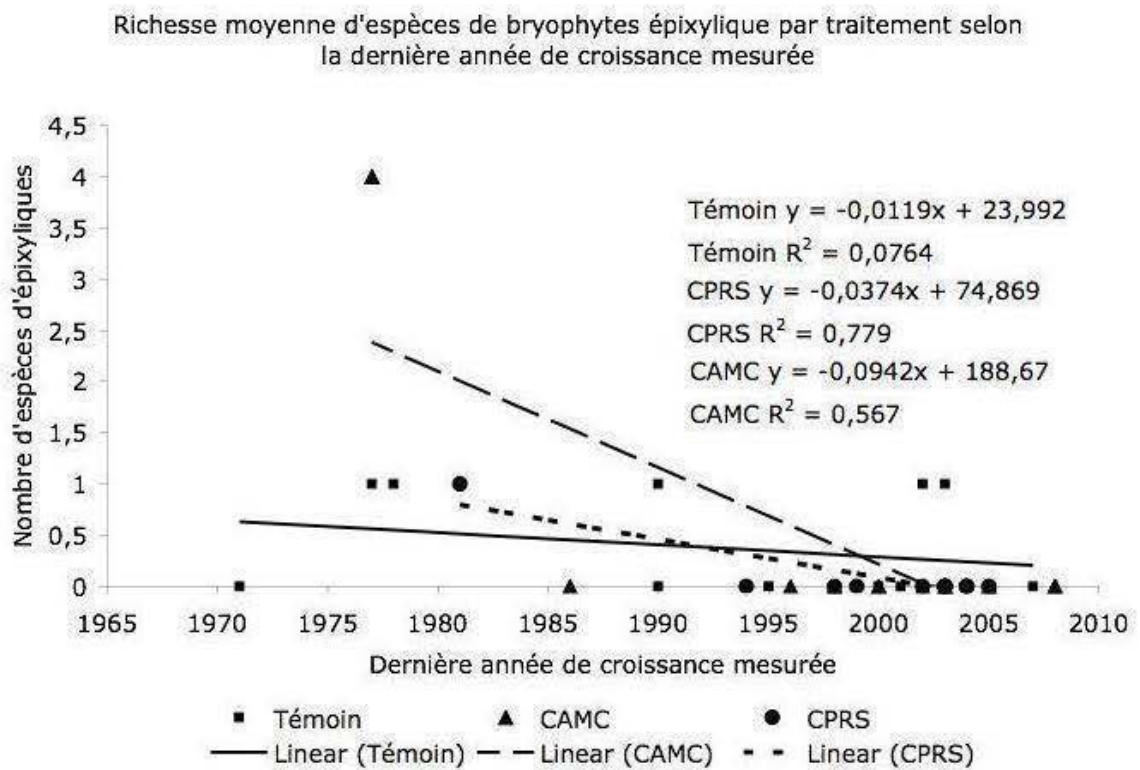


Figure A.6: Nombre d'espèces de sphaignes par traitement selon la dernière année de croissance mesurée

